ERNST MAYR

ESPECIES ANIMALES Y EVOLUCION



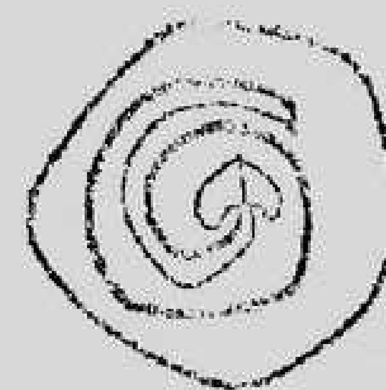
Ediciones de la Universidad de Chile
Ediciones Ariel, S.A.

ERNST MAYR

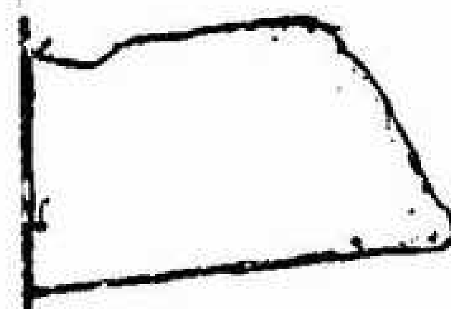
ESPECIES ANIMALES Y EVOLUCION

Ernst Mayr

ESPECIES ANIMALES Y EVOLUCION



Ediciones de la Universidad de Chile
Ediciones Ariel, S. A.



Fósil descubierto en Solenhofen (Baviera), que corresponde a la más antigua ave conocida, la denominada Archaeopterix lithographica. Tanto su forma y constitución, como su larga cola, demuestran la transición entre los reptiles y las aves.



PRINTED IN SPAIN

PREFACIO

La inundación creciente de publicaciones científicas hace cada vez más difícil que un científico se posesione de los desarrollos que se producen fuera del marco estrecho de su especialización. Nunca ha sido mayor que hoy la necesidad de revisiones de campos seleccionados de la ciencia. Esta obra constituye una tentativa de resumir y revisar críticamente lo que sabemos de la biología y genética de la especie animal y de su papel en la evolución.

Hay amigos que me han sugerido que diera un paso más e incorporara la información principal sobre las plantas, y dilatara esta revisión a "las especies y la evolución". He resistido la tentación de llevar a cabo esta sugerencia. Por haber trabajado con especies animales durante unos 35 años, en el campo y en el laboratorio, creo que he adquirido cierta comprensión de su estructura de especie y de su conducta evolutiva. Por carecer de una familiaridad análoga con las plantas podría haber tendido a generalizaciones absurdas si intentase aplicar mis descubrimientos a las plantas. Cada uno de los reinos tienen sus propias peculiaridades evolutivas que deben elaborarse por separado antes de intentar una síntesis ponderada. De acuerdo con ello, he rehusado también referir numerosos fenómenos recientemente descubiertos en los microorganismos y que no parecen tener su equivalente entre los animales superiores. Cuando hablo de especies, cromosomas, acervos de genes, me refiero a los de los animales, en particular, a los de los animales superiores, aunque no se diga específicamente. Por otra parte, los descubrimientos obtenidos en los animales superiores, referentes a la estructura de poblaciones de sus especies y a los mecanismos que regulan su variación genética, son aplicables directamente al hombre. Por ello, un estudio de las especies de los animales superiores, tiene la máxima importancia en vista de la imposibilidad de experimentar con el hombre. Una comprensión de la biología de la especie *Homo sapiens* es un requisito indispensable para proteger su futuro.

La biología evolutiva ha sido sumamente activa en los últimos años. Me he esforzado en este volumen en concentrarme en temas que no han sido discutidos a fondo en obras recientes. Sólo he dado un tratamiento sumario

a la citología, a los aspectos más formales de la taxonomía, a la paleontología, y algunos campos de la genética de poblaciones, debido a que se encuentran fácilmente tratados recientes y completos. Este volumen trata de la especie y de su papel en la evolución más que de la teoría evolutiva misma.

He intentado ofrecer un relato continuo en el que cada capítulo se base sobre los precedentes. Me he esforzado en integrar e interpretar más que en ofrecer datos crudos. La interpretación necesariamente es subjetiva; exige presentar modelos y contrastarlos con datos adicionales. Cuando la solución es discutible no he dudado en elegir la interpretación que parece estar más de acuerdo con el cuadro del proceso evolutivo como ahora se nos ofrece. Tomar una posición inequívoca tiene, en mi opinión, mayor valor heurístico y es mucho más probable que estimule la crítica constructiva que eludir toda solución. Siempre que he podido, he llamado la atención hacia problemas no resueltos. Cuando he ayudado a interpretarlos he relacionado el tema evolutivo a material importante procedente de otros campos como son la fisiología y la bioquímica. A lo largo de todo el volumen, la integración ha constituido mi propósito principal.

Si comparamos dos campos tan diferentes como son la biología evolucionista de las especies y la química de los enzimas, se obtienen algunos contrastes enormes dentro de la ciencia. En la química nos ocupamos con fenómenos unitarios que se repiten y con acciones que, una vez descritas, las sabemos para siempre. En la biología evolucionista nos ocupamos con fenómenos singulares, con interacciones complejas y con equilibrios de presiones de selección, en una palabra con fenómenos de tal complejidad que escapa a nuestras posibilidades describirlos de modo exhaustivo. Sólo podemos acercarnos a la verdad por un proceso de tentativa y error de creciente exactitud. Como sucede en las humanidades, y en contraste con muchas de las ciencias físicas, un conocimiento a fondo de la literatura clásica del campo, es un requisito previo, en la biología evolucionista, para adquirir una comprensión plena del aparato conceptual total.

Comparto la curiosidad de quienes se interesan por el origen de las ideas en que habitualmente creemos. Por este motivo, he intentado en esta obra, rastrear en lo posible la historia de los conceptos. La mayoría de las referencias a publicaciones que anteceden a 1940 se incluye por razones históricas. Conviene recordar que los conceptos principales del papel biológico de la especie y del proceso de la formación de las especies, se establecieron empíricamente por naturalistas mucho antes de fines de siglo, pero un análisis causal preciso sólo resultó posible después de surgida la genética de poblaciones. La vitalidad extraordinaria del campo de investigación tratado por este libro puede parecer sorprendente si se considera que se ha mantenido en actividad durante más de un siglo. Sin embargo si cualquiera compara las interpretaciones vigentes con las que prevalecían tan recientemente como en 1930, por ejemplo, se sorprenderá del esclarecimiento de las ideas y de los cambios de los focos de interés.

El primer esbozo de esta obra sirvió de texto para un curso dado en 1949 en la Universidad de Minnesota y los años siguientes se han dedicado a la tarea, que parecía interminable, de mejorarlo. La versión final quedó terminada en 1961. Y no ha sido posible incluir más que una fracción de la literatura publicada desde entonces.

Tengo una profunda deuda con numerosos amigos y colegas que me han alentado, hecho sugerencias y prestado ayuda de todo tipo. Por haber discutido casi cada aspecto del tema con ellos, me es totalmente imposible separar su aportación intelectual de la mía propia. Los esbozos de ciertos capítulos fueron leídos y criticados por Carleton Coon (20), J. F. Crow (parte del 9), Th. Dobzhansky (1, 7, 8, 9, 10, 17), J. J. Hickey (4), L. B. Ceith (4), R. H. MacArthur (4), F. A. Pitelka (4), G. G. Simpson (1), Bruce Wallace (7, 8, 9, 10, 17), M. J. D. White (15) y E. O. Wilson (5). Todos me han hecho numerosas sugerencias, la mayoría de las cuales, aunque no todas, he incorporado. De todos los errores restantes tengo plena responsabilidad. Debo especial gratitud a Richard Lewontin por un análisis penetrante de los capítulos 1, 7, 9, 10 y 17. He de agradecer al Dr. Arthur Steinberg el haberme facilitado algunos datos inéditos sobre la genética de los hutteritas. Me encuentro en deuda con varios autores y editores por haberme permitido reproducir ilustraciones suyas, como reconozco al pie de ellas. Varios auxiliares me han ayudado en la preparación de las numerosas redacciones del manuscrito, en particular Sophie Prywata, Carmela Berrito Rosen, y, más recientemente Lorna Levi y Emily Witte. Sin sus servicios abnegados nunca se habría terminado este volumen.

E. M.

INDICE

INDICE DE TABLAS

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO PRIMERO

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

La teoría de la evolución se ha designado con toda razón como la máxima teoría unificadora de la biología. La diversidad de los organismos, las semejanzas y diferencias entre los distintos tipos de organismos, las pautas de distribución y conducta, la adaptación y la interacción, todo fue un mero caos de hechos desorganizados hasta que se concibió la teoría evolutiva. No hay campo de la biología en el que la teoría no haya servido de principio ordenador. Sin embargo, esta gran universalidad de aplicación ha creado dificultades. La evolución muestra tantas facetas que no puede parecer igual a dos personas. Cuanto más diferentes son los horizontes de dos biólogos, tanto más difieren sus tentativas de buscar una explicación causal. Al menos así ha sucedido a través de la historia de la biología evolutiva (Huts, 1952; Simpson, 1949, 1960b; Eiseley, 1958), hasta que las numerosas teorías divergentes se fusionaron casi bruscamente en la década de 1930 a 1940 en una teoría ampliamente unificada, la "teoría sintética".

Muchas de las teorías evolutivas anteriores se caracterizaban por dar la importancia principal si no exclusiva a un solo factor (Tabla I-1). La teoría sintética ha seleccionado los mejores aspectos de las hipótesis anteriores y las ha combinado de modo nuevo y original. Intenta evaluar los papeles respectivos de los numerosos factores interactuantes a los que se debe el cambio evolutivo. En esencia es una teoría de dos factores que considera la diversidad y la adaptación armónica del mundo orgánico como resultado de una constante producción de variación y de los efectos selectivos del ambiente. Se trata, pues, básicamente, de una síntesis del mutacionismo y del ambientalismo.

Intentar explicar la evolución por un solo factor constituía la debilidad de las teorías predarwinistas y de la mayor parte de las teorías evolutivas del siglo XIX: del lamarckismo con su principio del autoperfeccionamiento interior; de la teoría de Geoffroy con su inducción del cambio genético por el medio, del catastrofismo de Cuvier; de la evolución de Wagner por

aislamiento, del mutacionismo de De Vries, teorías que todas tenían el defecto de enfocar un solo aspecto de una serie compleja de factores interactuantes. Estas hipótesis tienden a explicar la evolución por un solo principio con exclusión de todos los restantes. Hasta Darwin en ocasiones incurrió en este error, como cuando escribió, al fin de su vida, que la selección natural más que el aislamiento era el factor responsable del origen de las especies, como si se tratara de dos fuerzas que se excluyen mutuamente (Mayr, 1959c). Sin embargo, Darwin en conjunto fue el primero que hizo un esfuerzo serio para presentar los acontecimientos evolutivos como resultado de un equilibrio de fuerzas en conflicto. De hecho, con frecuencia fue demasiado lejos en el compromiso. Se ha pretendido, no sin justificación, que casi cualquier teoría de la evolución encontraría apoyo en los escritos de Darwin: la especiación con aislamiento geográfico o sin él, el efecto directo del ambiente, o la mera selección por el ambiente, la importancia evolutiva de los grandes cambios genéticos, o la de los pequeños, etc. Esto explica la paradoja de que el término "darwinismo" signifique cosas tan distintas para un biólogo americano, uno ruso o uno francés. Con seguridad, la teoría vigente de la evolución (la "síntesis moderna" la denominó Huxley [1942]) debe más a Darwin que a ningún otro evolucionista y se basa en los conceptos esenciales de Darwin. Sin

TABLA I-1. *Teorías del cambio evolutivo*
(en parte según Heuts 1952)

A. Monísticas (explicaciones por un solo factor)
1. Ectogenéticas: cambios inducidos directamente por el medio
a) Respuesta al azar (por ejemplo efectos de radiaciones)
b) Respuestas adaptativas (Geoffroyismo)
2. Endogenéticas: cambios que resultan de fuerzas intrínsecas
a) Finalista (ortogénesis)
b) Volitiva (lamarckismo genuino)
c) Limitaciones mutacionales
d) Limitaciones epigenéticas
3. Acontecimientos fortuitos ("accidentes")
a) Mutaciones espontáneas
4. Selección natural

B. Sintéticas (explicaciones por varios factores)
1b) + 2a) + 2b) = la mayoría de las teorías de "tipo lamarckiano"
1b) + 2b) + 2c) + 4 = algunas teorías recientes "lamarckianas"
1b) + 3 + 4 = el último Darwin, Plate, la mayoría de los no mutacionistas durante las tres primeras décadas del siglo XX
3 + 4 = primera "síntesis moderna"
1a) + 2c) + 2d) + 3 + 4 = reciente "síntesis moderna"

embargo, se incorpora muchos que son manifiestamente postdarwinistas. Los conceptos de mutación, variación, población, herencia y especie, eran bastante nebulosos en tiempos de Darwin. Para evitar confusiones se ha sugerido, particularmente por Simpson (1949, 1960b), que debe evitarse el término "neodarwinismo" introducido en biología para designar los conceptos evolutivos de Weismann.

El desarrollo de la teoría moderna ha sido un proceso lento. La biología evolutiva se encontraba al principio en la misma situación que hoy están la sociología, la psicología y otros vastos campos de estudio. Los datos disponibles eran demasiado numerosos y diversos para organizarse de pronto en una sola teoría comprensiva. Las teorías individuales, especializadas, habían tenido que enfocar aspectos particulares y efectuar una preselección de datos antes de que resultara posible una interpretación sintética completa del campo como un todo. Repasando la historia de las numerosas iniciaciones falsas se adquiere una valiosa experiencia del proceso de la formación de teorías. Una lección importante es que el proceso se produce por grados y que algunas series de datos pueden carecer de significado hasta que se ponen en claro ciertos conceptos o se establecen ciertos principios. Por ejemplo, el verdadero papel del medio en la evolución no pudo entenderse mientras no se comprendió bien la naturaleza de las pequeñas mutaciones y de la selección. Los poligenes no pudieron analizarse ni entenderse hasta que las leyes de la herencia no se pusieron en claro con ayuda de las mutaciones notorias. El proceso de la especiación no pudo entenderse sino después de conocer la naturaleza de las especies y de la variación geográfica. Las discusiones sobre la variación entre los primeros evolucionistas resultaban sumamente confusas porque no conseguían diferenciar claramente entre "variedad" geográfica (raza geográfica) y variedad individual. La sustitución del concepto de especie morfológica por el de especie biológica condujo a una reevaluación de la "raza biológica" y a un desplazamiento bastante brusco en el estudio de la especiación. El análisis de los caracteres cuantitativos resultó fútil hasta que no se comprendieron claramente los principios de la herencia particulada. La genética, la morfología, la biogeografía, la sistemática, la paleontología, la embriología, la fisiología, la ecología y otras ramas de la biología, todas, han iluminado algunos aspectos especiales de la evolución y han contribuido a la explicación total donde otras ramas especiales fallaban. En muchas ramas de la biología, una persona puede constituirse en autoridad estando el propio conocimiento limitado a un campo muy restringido. Esto resulta inconcebible en la biología evolutiva. Un especialista puede hacer aportaciones valiosas a aspectos especiales de la teoría evolutiva, pero sólo quien esté muy versado en la mayoría de las ramas señaladas de la biología puede presentar un cuadro equilibrado de la evolución como un todo. Siempre que un especialista de

visión restringida ha intentado desarrollar una nueva teoría de la evolución, ha fracasado.

Rara vez se destaca como merece la importancia de eliminar conceptos erróneos en las discusiones de la formación de una teoría. Sólo en algunos casos es cierto que la teoría nueva y mejor derrota la antigua "mala". En muchos otros casos es la refutación de una teoría errónea lo que abre camino para nuevas ideas. Un excelente ejemplo nos lo ofrece el olvido por Louis Agassiz de recoger hechos evolutivos que nos parecen muy convincentes, porque no concordaban con su concepción del mundo armoniosa y bien organizada (Mayr, 1959d). Darwin, que había iniciado el viaje del *Beagle* con opiniones análogas a las de Agassiz, comenzó a pensar seriamente sobre la evolución sólo después que encontró pruebas abrumadoras completamente irreconciliables con la idea del origen de la fauna y flora del mundo por creación. O, para citar otro ejemplo, mientras se creyó universalmente en la generación espontánea y en la transformación instantánea de una especie en otra, incluso para los animales y plantas superiores (Zirkle, 1959), no había espacio para una teoría de la evolución. Con su insistencia en la fijeza de las especies, Linneo contribuyó más a impugnar el concepto de la generación espontánea que los mismos Redi y Spallanzani que la refutaron experimentalmente. Indirectamente, Linneo hizo más para preparar la base de una teoría de la evolución que si hubiera propuesto la teoría. Weismann, por su análisis teórico de la relación entre células germinales y células somáticas, eliminó muchos de los falsos conceptos y de los errores que hasta entonces habían impedido reconocer la obra de Mendel. He aquí unos cuantos ejemplos de la importancia de eliminar teorías erróneas. Refutar una idea equivocada no es una actividad puramente negativa, y en esta obra con frecuencia analizo muy por extenso la teoría que considero peor fundada de las dos teorías opuestas que se disputen un campo.

Para el desarrollo de la teoría sintética, más importante que rechazar las teorías especiales de la evolución mal fundadas, ha sido rechazar dos conceptos filosóficos básicos, antes muy difundidos si no aceptados universalmente: el preformismo y el pensamiento tipológico. El preformismo es la teoría del desarrollo que postula un individuo adulto diminuto preformado, "encerrado" dentro del óvulo o del espermatozoide, listo para "desplegarse" durante el desarrollo. El término evolución procede de este concepto de desplegamiento, y este significado doble persistió mucho tiempo durante el período postdarwiniano. Tal vez por esta razón Darwin no usó el término "evolución" en su *Origin of Species*. Transferida desde la ontogenia a la filogenia, la evolución significa el desplegamiento de un plan de construcción. La evolución, según este punto de vista, no produce cambios genuinos, sino que consiste meramente en la maduración de potencialidades inmanentes. Ésta fue, de hecho, la teoría de Louis Agassiz de la evolución (Mayr 1959d). Algunas de las teorías ortogenéticas y finalistas de la evolución son los últimos restos de este modo de pensar. El supuesto erróneo subyacente de que el desarrollo del "tipo" es, en lo esencial, el mismo fenómeno que el desarrollo del individuo ha impulsado gran parte de la investigación de "leyes filogenéticas". El mutacionismo constituye el punto extremo de la reacción contra estos conceptos ortogenéticos. La teoría vigente es una solución de compromiso que admite que el genotipo y el fenotipo de una línea evolutiva dada establecen limitaciones graves para su potencial evolutivo (tabla I-1, A2*c*, *d*), pero sin llegar a dictar la ruta del futuro cambio evolutivo.

El pensamiento tipológico es otro gran extravío conceptual que hay que eliminar para poder sentar una teoría sana de la evolución. El concepto platónico de la *eidos,* idea, es la codificación filosófica formal de este modo de pensar. Según este concepto la gran variabilidad observada en el mundo no tiene más realidad que las sombras de un objeto sobre la pared de una gruta, según la alegoría de Platón. "Ideas" intransformables, fijas, subyacen a la variabilidad observada y son las únicas cosas permanentes y reales. La mayoría de los grandes filósofos de los siglos XVII, XVIII y XIX estaban influidos por la filosofía idealista de Platón y las modificaciones que en ella introdujo Aristóteles. El pensamiento de estas escuelas dominó la ciencia natural hasta muy avanzado el siglo XIX. Los conceptos de las esencias inmutables y de las discontinuidades completas entre cada *eidos* (tipo) y las restantes impidieron todo pensamiento evolutivo genuino. Estoy de acuerdo con quienes (como Reiser 1958) afirman que las filosofías tipológicas de Platón y Aristóteles son incompatibles con el pensamiento evolutivo.

> Los supuestos del pensamiento en términos de poblaciones son diametralmente opuestos a los del tipólogo. El populacionista destaca la singularidad de cada cosa en el mundo orgánico. Lo que es cierto para la especie humana, de que no hay dos individuos iguales, lo es igualmente para las restantes especies de animales y plantas... Todos los organismos y los fenómenos orgánicos están compuestos de caracteres únicos que sólo pueden describirse colectivamente en términos estadísticos. Los individuos, o todo tipo de entidad orgánica, forman poblaciones de las que podemos determinar la media aritmética y la estadística de su variación. Los promedios son meramente abstracciones estadísticas; sólo tienen realidad los individuos de los que se componen las poblaciones. Las últimas conclusiones del pensador de poblaciones y del tipólogo son radicalmente opuestas. Para el tipólogo el tipo *(eidos)* es real y la variación una ilusión, en tanto que para el populacionista el tipo (promedio) es una abstracción y sólo la variación es real. No hay dos modos de considerar la naturaleza que pudieran ser más distintos (Mayr, 1959c).

La sustitución del pensamiento tipológico por el pensamiento en términos de poblaciones tal vez sea la máxima revolución conceptual que

se haya verificado en biología. Muchos de los conceptos básicos de la teoría sintética, como los de la selección natural y de población, carecen de sentido para el tipólogo. De hecho todas las controversias principales en el campo de la evolución se han sostenido siempre entre un tipólogo y un populacionista. Incluso Darwin, que ha contribuido más que nadie a introducir el pensamiento de población en biología, con frecuencia se desvía hacia el pensamiento tipológico, por ejemplo en sus estudios sobre variedades y especies.

Amenaza hoy un nuevo peligro conceptual para la teoría evolutiva, no de la metafísica sino de la física. Algunos físicos, que creen en el reduccionismo, han intentado recientemente expresar las leyes de la evolución en términos de leyes de la física, con aseveraciones como la de que "la evolución es una expresión más del principio general de la irreversibilidad implicado en el segundo principio de la termodinámica" y se basa en una analogía fácil que carece de valor operativo. Como cada individuo es único, la reversibilidad evolutiva estricta es una imposibilidad lógica. Sin embargo, las especializaciones adquiridas pueden perderse en fases posteriores de la evolución y puede surgir un tipo cuya estructura esencial revierta a un estado anterior, aunque evidentemente no al mismo tipo ancestral. Los procesos que en física y en la evolución se designan por el mismo término "irreversibilidad" son fundamentalmente distintos. Aducir la segunda ley de la termodinámica en la discusión de la irreversibilidad evolutiva confunde dos niveles distantes de integración: el nivel atómico y el nivel del fenotipo. Quienes intentan explicar la ruta de la evolución en términos de las leyes de la física no perciben con cuánto riesgo caminan a velas desplegadas hacia el preformismo.

Esclarecimiento de los conceptos evolutivos

Basta comparar las publicaciones evolutivas actuales con las de hace sólo 20 o 25 años para apreciar el gran progreso conceptual conseguido en este breve período. Como gran parte del volumen se dedica a registrar este progreso, me limitaré a mencionar algunos de estos adelantos en esta introducción. Nuestras ideas sobre la relación entre gene y carácter se han revisado a fondo y el fenotipo se considera cada vez más, no como un mosaico de caracteres individuales regulados por genes, sino como el producto articulado de un sistema interactuante complejo, el epigenotipo total (Waddington, 1957). Se destaca las interacciones y equilibrios entre fuerzas opuestas. Virtualmente cada componente del fenotipo se considera como un compromiso entre presiones de selección opuestas.

La comprobación de que el ácido desoxirribonucleico (ADN) de los cromosomas porta un código de información, ha permitido un gran escla-

recimiento. Los fenómenos de ontogenia y de fisiología se interpretan como manifestaciones del desciframiento de la información incorporada en el genotipo. La filogenia, por otra parte, y todos los fenómenos que implican cambios evolutivos se consideran como la producción de nuevos códigos de información. Nada podría puntualizar mejor la diferencia entre ontogenia y filogenia que plantearla en términos de códigos de información. Volveremos después a esto último.

Citemos ahora otros progresos de nuestra interpretación. La selección natural, ya no se considera como un proceso de todo o nada, sino, más bien, como un concepto puramente estadístico. El aislamiento se ha revelado como un fenómeno doble que se da en la separación de poblaciones por barreras ambientales o en el mantenimiento de la integridad genética de las especies por mecanismos aisladores. El ambiente se vuelve a entronizar como uno de los factores evolutivos más importantes, pero entendido de un modo radicalmente distinto del que tenía en las diversas teorías "lamarckianas". El nuevo papel del ambiente es el de actuar de agente principal de la selección natural.

Problemas planteados

El desarrollo de la teoría evolutiva es una ilustración gráfica de la importancia del "espíritu de la época". Una determinada constelación de datos disponibles y de conceptos vigentes domina el pensamiento de un período dado hasta un grado tal, que es muy difícil que se haga oír un punto de vista heterodoxo. Recordándolo debemos considerar con cautela la validez de nuestras opiniones vigentes. El hecho de que la teoría sintética se admita hoy tan universalmente no constituye por sí sólo una prueba de su corrección. Debe ponernos en guardia leer con cuánto escarnio los mutacionistas de principios de siglo atacaban a los naturalistas contemporáneos, que creían en los cambios graduales y en la inmensa importancia del medio. Nunca venía a las mientes de los "saltacionistas" que su interpretación tipológica y antiseleccionista de la evolución pudiera estar mucho más lejos de la verdad que el viejo punto de vista darwinista de sus adversarios. Desgraciadamente, la teoría sintética sigue considerándose por algunos como una forma de mutacionismo. En mi experiencia, todos los ataques recientes a la teoría sintética han sido siempre realmente ataques al mutacionismo, más que argumentos razonados contra los principios reales de la teoría sintética. Todo lo que afirma la teoría sintética de las mutaciones contradice las pretensiones del mutacionismo. Hoy creemos que las mutaciones no conducen la evolución; el efecto de una mutación suele ser demasiado pequeño para percibirse. La recombinación produce fenotipos con mucha más importancia selectiva que la

mutación, y son muy restringidos los tipos de mutaciones y recombinaciones que pueden producirse en un organismo dado. Estas afirmaciones concuerdan totalmente con la teoría sintética, pero pueden escandalizar a quienes no siguen el desarrollo científico moderno y persisten en combatir contra la última generación.

Cuando se releen los volúmenes publicados en 1909 con ocasión del L aniversario del *Origin of Species*, comprobamos el poco acuerdo que existía entonces entre los evolucionistas. El cambio desde entonces ha sido extraordinario. En todo el mundo celebraron conferencias y reuniones los investigadores más destacados de la evolución, en 1959, con ocasión del centenario de la obra de Darwin. Si leemos los volúmenes en que se recogen estas reuniones celebradas en Cold Spring Harbor, Chicago, Filadelfia, Londres, Gotinga, Singapur y Melburne, casi nos deja atónitos la completa unanimidad en la interpretación de la evolución que exponen todos los participantes. Nada podría probar mejor la coherencia interna y las firmes bases de la teoría sintética. Los pocos disidentes, que todavía usan conceptos lamarckianos y finalistas, manifestaban una ignorancia tan colosal de los principios de la genética y de toda la literatura moderna que hubiera constituido una pérdida de tiempo refutarlos. Lo esencial de la teoría moderna concuerda en tal alto grado con los hechos de genética, sistemática y paleontología que difícilmente puede ponerse en duda su corrección. La estructura básica de la teoría es que la evolución es un fenómeno de dos fases: la producción de variantes y la selección de ellas por selección natural. Sin embargo, el acuerdo en estas tesis básicas no significa que la obra del evolucionista esté terminada. La teoría básica en muchos casos apenas es más que un postulado y su aplicación plantea numerosas cuestiones casi en cada caso concreto. Las discusiones a lo largo de este volumen constituyen un testimonio vivo de esta aseveración.

La investigación moderna se dirige primariamente a tres campos: los fenómenos evolutivos que todavía no explica adecuadamente la teoría sintética, como son la evolución estancada o la explosiva; la investigación de factores incidentales que, aunque poco notorios en la inspección casual, ejercen unas presiones de selección inesperadas; y, tal vez lo que es más importante, las interacciones entre genes y entre genotipo y medio que se traducen en el fenotipo, que es el "objeto" verdadero sobre el que obra la selección natural.

La mayoría de la argumentación contemporánea se refiere a la importancia relativa de los diversos factores interactuantes. Se recibirían respuestas muy dispares si se planteara a una serie de evolucionistas contemporáneos las cuestiones siguientes:

¿Qué importancia tienen en la evolución los sucesos fortuitos?
¿Qué importancia tiene la hibridación en la evolución?

¿Qué importancia tiene el flujo de genes entre poblaciones?
¿Qué proporción de todas las mutaciones nuevas suponen las beneficiosas?
¿Qué proporción de variabilidad genética se debe a polimorfismo equilibrado?

Otros temas en los que todavía existe gran divergencia de opiniones son los de la importancia de la plasticidad fenotípica, la ruta hacia la adaptación, los mecanismos evolutivos en los organismos superiores e inferiores, el origen de la sexualidad, y el origen de la vida. Debe destacarse, frente a los no evolucionistas, que ninguna de estas controversias atañe a los principios básicos de la teoría sintética. Se discute la aplicación de la teoría, no la teoría misma. Y con respecto a la aplicación queda un gran camino que recorrer. Hay vastas zonas de la biología moderna, por ejemplo la bioquímica y el estudio de la conducta, en las que la aplicación de los principios evolutivos sigue en su fase más elemental.

Los campos principales de la investigación evolutiva

Se han hecho contribuciones importantes a nuestra comprensión del proceso evolutivo, puede decirse que en todas las ramas de la biología. Durante los últimos 100 años, la mayoría de la investigación se ha efectuado en un número de campos discretos dentro de los cuales el progreso ha sido desigual. Estos campos son:

El hecho de la evolución.
El establecimiento de filogenias,
El origen de las discontinuidades (especiación),
El material de la evolución,
Las velocidades de la evolución,
Las causas de la evolución, y
La evolución de la adaptación.

La atención prestada a cada uno de estos campos ha variado con el tiempo. Establecer inequívocamente el hecho de la evolución fue, desde 1859, al principio, el principal objetivo de la joven ciencia de la biología evolutiva. Luego pasó a predominar el estudio de la filogenia, al menos en zoología. De hecho, incluso actualmente, para algunos zoólogos el término "evolución" significa poco más que la determinación de homologías, de antepasados comunes y de árboles filogénicos. Sin embargo, la gran mayoría de los biólogos evolucionistas han desplazado su atención al estudio de las causas y mecanismos del cambio evolutivo y a intentar determinar el papel e importancia relativa de diversos factores. Un estu-

dio de la diferencia de respuesta que a estos factores dan diversos tipos de organismos, ha merecido también una atención creciente. La biología evolucionista comienza a ser realmente comparada.

El modo de abordar los problemas evolutivos puede compararse al ataque a una ciudad bien amurallada por una serie de ejércitos separados. Una brecha en una de estas murallas hecha por el ejército de los genéticos favorece la situación estratégica de los paleontólogos y sistemáticos y viceversa. Cada progreso en hechos o conceptos conseguido en un campo ejerce un impacto sobre el pensamiento de los otros. Cada rama de la biología evolucionista ocupa, por así decirlo, un nicho especial y está singularmente calificada para esclarecer algún determinado problema.

El genético se ocupa principalmente del individuo, de la estabilidad o mutabilidad de los loci, de la modificación del fenotipo, de la interacción de los genes parentales en la producción del fenotipo, y del efecto de esta interacción sobre la adaptación; en resumen, le interesan todos los problemas relativos al gene y a su interacción con otros genes y con el medio. El desarrollo de la genética de poblaciones ha supuesto una expansión desde el gene al acervo de genes de la población.

La contribución de la genética a la comprensión del progreso de la evolución no se ha evaluado aún de modo objetivo (Mayr, 1959c). La afirmación de algunos genéticos de que era totalmente imposible conseguir ideas valiosas sobre la evolución hasta no haberse descubierto las leyes de la herencia, está en contradicción con los hechos. Hoy se admite generalmente que las teorías evolucionistas de Darwin eran en lo esencial correctas y, sin embargo, sus opiniones genéticas eran totalmente erróneas. A la inversa, los primeros mendelianos, los primeros biólogos (excepto el mismo Mendel) que comprendieron correctamente la genética, interpretaron mal casi todos los fenómenos evolutivos. En cambio, algunos naturalistas contemporáneos, aunque no comprendían la genética e incluso creían en alguna inducción ambiental (geoffroyismo), exponían un cuadro notablemente correcto de la especiación, de la adaptación y del papel de la selección natural. Sería excesivo afirmar que carece de alcance interpretar el origen de la variación genética como De Vries o como Lamarck; sin embargo, lo cierto es que para comprender la evolución resulta menos importante saber cómo se produce la variación genética que cómo la selección natural opera con las variaciones (Waddington, 1957). La máxima aportación de la genética ha sido sustituir la idea errónea de la herencia fusionada por la teoría de la herencia particulada. Ha constituido la base de todos los desarrollos posteriores. El material genético presentado en los capítulos VII, X y XVII muestra hasta qué grado la moderna teoría de la genética puede explicar muchos fenómenos que el naturalista conocía de antiguo y que describía correctamente, pero que era incapaz de interpretar.

El estudio de los fenómenos evolutivos a largo plazo constituye el dominio del paleontólogo, que investiga las velocidades y tendencias de la evolución en el tiempo y se interesa por el origen de nuevas clases, fila y otras categorías superiores. La evolución significa cambio y, sin embargo, el paleontólogo es el único biólogo que verdaderamente estudia la dimensión tiempo. Si no se dispusiera del registro fósil, la mayoría de los problemas evolutivos no podrían resolverse; de hecho, muchos ni siquiera se plantearían.

Al taxonomista que se ocupa de modo primario con poblaciones locales, subespecies, especies y géneros, le compete un campo que se encuentra entre los que interesan al genético y al paleontólogo, con los que en parte se superpone, aunque aborde, en las zonas comunes, los problemas desde un punto de vista algo distinto. La especie, centro de su interés, es uno de los niveles importantes de integración en el mundo orgánico. Es bastante enigmática la falta de atención por este nivel en gran parte de nuestro curriculum biológico. Incluso carecemos de un término especial para la ciencia de las especies, que corresponda a la citología, ciencia de las células; o a la histología, ciencia de los tejidos; o a la anatomía, ciencia de los órganos. Sin embargo, la especie no es sólo la unidad básica de clasificación, sino también una de las más importantes unidades de interacción en ecología y etología. El origen de nuevas especies significa el origen de discontinuidades esencialmente irreversibles con posibilidades enteramente nuevas y constituye el más importante acontecimiento singular en la evolución. Darwin, que dedicó gran parte de su vida al sistema de las especies, apreció plenamente la importancia de este nivel como destacó en la elección del título para su obra clásica *On the Origin of Species*.

En nuestro volumen se estudian preferentemente de modo deliberado los aspectos de la evolución que implican la especie. Otros aspectos de mayor interés para el genético o para el paleontólogo se han tratado adecuadamente por Dobzhansky (1951), Simpson (1953a), Rensch (1960a) y otros escritores modernos, y los pasaremos por alto o los trataremos incidentalmente. La biología evolutiva se ha hecho un campo demasiado extenso para abarcarlo convenientemente en un solo volumen.

La estructura básica de este volumen es la siguiente. De las *características de la especie* se ocupan los capítulos I-VI; de la *estructura y genética de las poblaciones* los capítulos VII-X; a la *estructura* (población) y *variación de la especie* se dedican los capítulos XI-XIV; y a la *multiplicación de las especies* se destinan los capítulos XV-XVIII. El capítulo XIX se dedica a discutir el papel de la *especie en la evolución transespecífica* y el capítulo XX a revisar las posibles aplicaciones de nuestros descubrimientos en lo que respecta al *hombre*.

Capítulo II

CONCEPTOS DE ESPECIE Y SU APLICACIÓN

La elección por Darwin del título para su gran obra clásica sobre evolución, *On the Origin of Species*, no fue casual. El origen de nuevas "variedades" dentro de la especie se conocía desde tiempo de los griegos. Asimismo era un concepto familiar la existencia de gradaciones, de "escalas de perfección" entre los organismos "superiores" e "inferiores", aunque solía interpretarse de un modo estrictamente estático. Las especies eran las grandes fortalezas de estabilidad y esta estabilidad constituía la clave del argumento de los antievolucionistas. "La descendencia con modificación", la verdadera evolución biológica, sólo podría demostrarse probando que una especie podría originarse de otra. Es de todos sabido que Darwin consiguió convencer al mundo de la realidad de la evolución y que descubrió, en la selección natural, el mecanismo al que se debe el cambio evolutivo y la adaptación. Pero no es tan sabido que Darwin no consiguió resolver el problema indicado por el título de su obra. Aunque demostró que las especies se modifican con el tiempo, nunca intentó seriamente analizar con rigor el problema de la multiplicación de las especies, esto es, el desdoblamiento de una especie en dos. He examinado las razones de este fracaso (Mayr, 1959a) y he encontrado que la más importante es que Darwin no comprendía la naturaleza de la especie. Lo mismo puede decirse de los autores modernos que, como Goldschmidt (1940), han intentado resolver el problema de la especiación por salto o por otras hipótesis heterodoxas. No consiguieron encontrar soluciones que sólo pueden elaborarse a la luz de la apreciación moderna de la estructura de la especie en poblaciones.

Todo biólogo, no sólo el investigador de la evolución, necesita entender a fondo las propiedades biológicas de la especie. Todos los biólogos, incluso los bioquímicos, constantemente trabajan con especies o con compuestos y sistemas que son específicos de especie. Por no tener en cuenta este hecho, algunos fisiólogos y ecólogos han introducido mucha confusión en la literatura. La incapacidad de definir y distinguir adecuadamente las especies ha tenido efectos prácticos de mucho alcance en los campos de la entomología económica, de la parasitología y de la entomología médica.

Considerando esta notoria importancia de las especies, resulta paradójico que desde tiempo inmemorial se haya pretendido que las especies no existen en la naturaleza. Esta tesis la han defendido filósofos que piensan en términos de categorías filosóficas y que consideran las especies como algo artificial (véase Mayr, 1957a para las notas históricas). También la han sostenido taxonomistas (incluyendo a Darwin) que usaban criterios de especie inadecuados y que estaban desorientados por la variabilidad de su material. Y, finalmente, por paleontólogos que trabajan en la dimensión del tiempo y que, por ello, son incapaces en ciertos casos de delimitar entre sí las especies. De los alegatos de quienes niegan la realidad de las especies resulta que se ocupan de contados aspectos de un problema muy complejo.

Entre los naturalistas la actitud frente a la especie ha fluctuado mucho en el curso de la historia. Para los antiguos, para algunos naturalistas del siglo XIX (Agassiz), e incluso actuales, la especie es meramente una "categoría de pensamiento" artificial. El pueblo daba por sentado que una especie puede cambiarse fácilmente en otra (Zirkle, 1959) y la creencia en la generación espontánea incluso de animales y plantas superiores era casi universal hasta avanzado el siglo XVIII. A pesar de los experimentos de Redi y de Spallanzani, el filósofo Schopenhauer, ya en 1851, recurrió a la generación espontánea para explicar el origen de las especies y de categorías superiores. El gran mérito de Linneo (Mayr, 1957a) es haber desafiado y derrotado decisivamente la creencia popular en la fácil mutabilidad de las especies. Todo el concepto de la evolución carecería de sentido, si las especies fueran las unidades arbitrarias y efímeras del período pre-linneano. La insistencia de Linneo en la constancia y objetividad de la especie planteó el problema del origen de la especie, problema que previamente no existía en tales términos (véase también Poulton, 1903).

La hegemonía del concepto linneano de especie se extendió desde 1750 a 1859. Durante este período se destacaban dos características de la especie: su constancia y su acusada delimitación frente a las restantes (su "objetividad"). El supuesto general del período fue que estas dos características "estaban estrictamente correlacionadas y que había que elegir o entre creer en la evolución (en la inconstancia de las especies) y entonces negar la existencia de especies excepto como ficciones subjetivas, arbitrarias de la imaginación humana, o, como la mayoría de los naturalistas anteriores habían hecho, creer en el acusado deslindamiento de las especies, pero pensando que esto necesariamente negaba la evolución" (Mayr, 1957a). Darwin, en cuanto evolucionista, negaba la existencia de especies como categorías no arbitrarias: "pienso que el término de especie es

arbitrario, dado por conveniencia a un grupo de individuos que se asemejan íntimamente entre ellos... y no difiere esencialmente del término variedad que se da a formas menos diferentes y más fluctuantes" (Darwin, 1859). Eliminando la especie como unidad natural concreta, Darwin eliminó de paso la necesidad de resolver el problema de cómo las especies se multiplican (Mayr, 1959a). Retrospectivamente, se nos impone, pues, que el fracaso de Darwin, como el de los antievolucionistas, se debió en gran parte a que entendían mal la verdadera naturaleza de las especies. Es, pues, muy necesario examinar imparcialmente los criterios, características, conceptos y definiciones de especie. La literatura reciente sobre el problema de la especie puede verse en Mayr (1957a), Sylvester-Bradley (1956), Beaudry (1960) y Simpson (1961).

Criterios de especie

El modo de situar los individuos variables de la naturaleza dentro de especies ha sido un problema para el naturalista desde tiempos remotos. El primer autor que lo expresó en términos relativamente modernos fue Ray (1686):

> Para inventariar las plantas y clasificarlas correctamente, debemos intentar descubrir criterios para distinguir lo que denominamos "especie". Después de una investigación larga y considerable no se me ha ocurrido ningún criterio más seguro que el de distinguir caracteres que se perpetúen al propagarse de simiente en simiente. Así, cualesquiera que sean las variaciones que se produzcan en el individuo o la especie, si proceden de la semilla de una misma planta, son variaciones accidentales y no las que distinguen una especie... Del mismo modo, los animales que difieren específicamente conservan permanentemente sus distintas especies; una especie nunca procede de la semilla de otra y viceversa. (Según Beddall, 1957.)

Los tres términos de la exposición de Ray han dominado el pensamiento de los siguientes 50 años: en primer lugar, la negación implícita de la generación espontánea; en segundo lugar, la definición morfológica de la especie, y en tercer lugar, el esfuerzo por conciliar la variación observada con el concepto tipológico de especie. La producción por los mismos padres es la "ascendencia común" de la que antievolucionistas como Cuvier y von Baer hablan en sus definiciones de especie (Mayr, 1957a).

El grado de diferencia morfológica continúa siendo el criterio de especie dominante en taxonomía durante todo el período linneano, e incluso en los escritos de Darwin. Este concepto se llevó al extremo lógico de proponer fórmulas matemáticas que permitieran responder inequívocamente a la cuestión de si una cierta población es o no la misma especie que otra: "Una población dada se considera especie con respecto a otra población estrechamente relacionada, cuando el grado de intergradación (superposición de las muestras observadas) no excede del 10 por ciento" (Ginsburg, 1938:260). Resucitan este modo de pensar algunos de los "taxonomistas numéricos" contemporáneos. Luego se discutirá con más detalle la debilidad de este modo puramente morfológico de abordar el problema (Capítulo III). Debe señalarse que casi todas las definiciones antiguas de especie, incluyendo las de Buffon, Lamarck y Cuvier, se refieren a la semejanza morfológica de los individuos de que se compone la especie.

Sin embargo, la caracterización de especie de Ray contiene también el germen del concepto moderno de especie, que considera que la relación reproductiva es el principal criterio de especie. En lugar de concentrarse sobre el grado de diferencia en los descendientes de una pareja, se puede concentrar la atención sobre el grado de diferencia entre parejas potenciales y sobre su capacidad de cruzarse. Ya en 1760, Koelreuter afirmó que los individuos que pertenecen a una especie son los capaces de producir descendencia fecunda. Desde entonces, con frecuencia creciente, la capacidad de cruzarse se ha considerado como criterio decisivo en las definiciones de especie. Desgraciadamente, este criterio con frecuencia se ha reducido a un solo aspecto del cruzamiento con éxito, el de la fecundidad. La fecundidad cruzada se ha aceptado como criterio decisivo de especie en gran parte de la literatura genética y botánica, hasta que los naturalistas señalaron que especies de animales capaces de dar cruzamientos fecundos pueden vivir una junto a otra sin cruzarse, porque su aislamiento en la reproducción se mantiene por mecanismos de aislamiento distintos de la barrera de la esterilidad. Los autores, entre los que me cuento, que han abogado constantemente por tomar como criterio de especie la existencia de poblaciones naturales que no se cruzan en vez de la esterilidad de los individuos, a pesar de ello, han sido acusados por lectores ligeros de tener un concepto de especie "basado en la esterilidad cruzada".

En otro lugar he expuesto la historia de las numerosas tentativas de encontrar un criterio de especie de aplicación universal (Mayr, 1957a). Las dificultades encontradas prueban, no sólo la gran diversidad de los fenómenos de población y de los tipos de especie que se encuentran en la naturaleza, sino también la gran confusión de pensamiento existente. Es evidente que la palabra "especie" ha significado y sigue significando cosas distintas para unas y otras personas. No hay que esperar absoluta unanimidad sin comprender antes los diversos conceptos básicos a que se ha aplicado el término.

Conceptos de especie

En la literatura biológica han coexistido diferentes conceptos de especie. Al menos hay dos categorías de tales conceptos. Palabras como "prác-

tica", "esterilidad", o "genética", que se han usado al exponer conceptos de especie, se refieren a criterios que pueden aplicarse en casos concretos. Conciernen a las pruebas que, como diría Simpson (1961), se usan para determinar si un taxon dado pertenece o no a la categoria de especie. Sin embargo, estos conceptos "aplicados", secundarios, se basan en conceptos subyacentes teóricos, primarios. El estudio de todas las definiciones de especie publicadas en años recientes indica que se basan en tres conceptos teóricos, ni más ni menos. Comprender estos tres conceptos es condición previa para investigar el problema de la especiación.

1) *Concepto tipológico de especie.* Es el concepto de especie más sencillo y más difundido. En este caso, especie significa "algo distinto", algo que "parece diferente" (del latín *species*, aspecto, apariencia), de "distinta clase". Es el concepto que el mineralogista tiene en las mientes cuando habla de "especies de minerales" o el físico que habla de "especies nucleares".

Este concepto sencillo de la vida diaria se basa en el eidos, "idea", de la filosofía platónica (Capítulo I). Diferentes autores han destacado distintos aspectos de la idea de Platón, algunos su independencia de la percepción, otros su realidad trascendente, y otros su eternidad e inmutabilidad. Todos estos conceptos dan por sentado que existe una esencia inmutable, una idea, que es lo único que tiene realidad objetiva. Los objetos, por otra parte, son para Platón y sus seguidores simples manifestaciones cambiantes ("sombras") del *eidos*. Los individuos de una especie natural, por ser meras sombras del mismo "tipo", no están en ninguna relación mutua especial. La variación, para este concepto, se debe a las imperfecciones en las manifestaciones visibles de la "idea" implícita en cada especie.

Hay, sin embargo, límites a la cantidad de variación que pueda atribuirse a las manifestaciones variables de un mismo *eidos*. Cuando traspasa estos límites debe implicarse más de un *eidos*. Así, pues, el grado de diferencia morfológica es lo que determina el estado especie. Los dos aspectos del concepto tipológico de especie, la subjetividad y la definición por el grado de diferencia, dependen el uno del otro y se correlacionan lógicamente. El concepto tipológico de especie, trasladado a la taxonomía práctica, es la especie definida morfológicamente.

En años recientes la mayoría de los sistemáticos consideran inadecuado y rechazan este concepto tipológico-morfológico. Señalan que este concepto trata a los individuos de una especie como un agregado de objetos inanimados, lo que no resulta nada apropiado para tratar una comunidad de reproducción. También llaman la atención sobre el hecho, que se discutirá en los capítulos III y VII, de que el criterio morfológico de especie resulta muy equívoco en los casos de diversidad polimórfica dentro de una especie o en especies muy semejantes morfológicamente. Donde el taxonomista

aplica criterios morfológicos los usa como indicaciones secundarias de aislamiento reproductivo.

2) *El concepto adimensional de especie.* Este concepto se basa en la relación de dos poblaciones naturales que coexisten en un sistema adimensional, es decir, en una misma localidad y tiempo (son simpátridas y sincrónicas). Se trata del concepto de especie del naturalista local (Mayr, 1946b). Al estudiar aves, mamíferos, mariposas o caracoles cerca de la propia localidad, encuentra cada especie claramente definida y separada de las restantes especies. Esto a veces lo aprecian mejor los aborígenes primitivos que el hombre civilizado moderno. Hace unos 30 años permanecí varios meses con una tribu de soberbios habitantes del bosque y cazadores de las montañas de Arfak de Nueva Guinea. Tenían 136 nombres vernáculos para designar las 137 especies de aves que se daban en la región, de modo que sólo confundían dos especies. Es indudable que no es pura coincidencia que estos hombres del bosque primitivos hubieran llegado a la misma conclusión que los taxonomistas de museo, sino que el hecho indica que ambos grupos de observadores se enfrentaban con las mismas discontinuidades, objetivas y no arbitrarias, de la naturaleza.

Esta manifiesta discontinuidad entre poblaciones simpátridas constituye la base del concepto de especie en biología. Los dos taxonomistas que más han contribuido a la aceptación de la especie en biología eran naturalistas locales, John Ray en Inglaterra y Carlos Linneo en el sur de Suecia. Pero cualquiera puede confirmar por sí mismo la realidad de estas discontinuidades, aunque las diferencias morfológicas sean ligeras. Por ejemplo, en el este de América del Norte hay cuatro especies bastante semejantes del género *Catharus* (Tabla II-1), los tordos *C. fuscescens*, *C. guttatus*, *C. ustulatus* y *C. minimus*. Las cuatro especies son lo bastante parecidas para que confundan no sólo al observador humano sino también a los machos silenciosos de las otras especies. Sin embargo, los cantos y notas de llamada específicos de las especies, permiten fácilmente distinguirlas, como ha demostrado experimentalmente Dilger (1956a). Rara vez más de dos especies crían en la misma zona y las especies que se superponen, $f + g$, $g + u$ y $u + m$, suelen diferir considerablemente en sus costumbres alimenticias y en las preferencias de nicho, de modo que compiten muy poco entre sí y con los otros tordos, el *Turdus migratorius* y el *Hylocichla mustelina*, con los que comparten el ámbito geográfico. En relación con sus diferentes costumbres de buscar el alimento y migratorias, las cuatro especies difieren entre ellas (y de los restantes tordos) en la longitud relativa de los elementos del ala y de la pata y en la forma del pico. El número bastante extraordinario de pequeñas diferencias entre estas especies a primera vista muy semejantes, se ha establecido con detalle por Bilger (1956a,b). Hay el hecho muy importante de no haberse encontrado nunca ni intermedios ni híbridos entre estas cuatro especies.

TABLA II-1. *Características de cuatro especies de* Catharus *del este de Norteamérica* (según Dilger 1956a)

Carácter que se compara	*C. fuscescens*	*C. guttatus*	*C. ustulatus*	*C. minimus*
Ámbito de cría	El más meridional	Más al norte	Boreal	Ártico
Área de invernar	Norte de Sudamérica	Sur de Estados Unidos	América Central a Argentina	Norte de Sudamérica
Habitat de cría	Bosques de tierra baja con maleza abundante	Bosques de coníferas mezcladas con árboles deciduos	Bosques de grandes coníferas puros o mixtos	Bosques de abetos nórdicos desmedrados
Habitat de forrajear	Suelo y arbóreo (interior del bosque)	Suelo (márgenes internos del bosque)	Principalmente arbóreo (interior del bosque)	Suelo (interior del bosque)
Nido	Suelo	Suelo	Árboles	Árboles
Manchas de los huevos	Raras	Raras	Siempre	Siempre
Longitud relativa de alas	Media	Corta	Muy larga	Media
Llamada hostil	vir fiu	chuc siip	pip chuc-burr	bir
Canto	Muy claro	Muy claro	Muy claro	Muy claro
Canto en el vuelo	No	No	No	Sí

Cada una constituye un sistema genético, de conducta y ecológico separado, aislado de los demás por una completa discontinuidad biológica.

De hecho, el atributo más característico de una especie en tal sistema no dimensional es el estar separada por una solución de continuidad de otras unidades del sistema. La solución de continuidad que rodea una especie constituye el meollo del concepto de especie. El término "especie" significa una relación mutua muy definida entre poblaciones simpátridas, entre unidades de un sistema adimensional, especialmente la del aislamiento reproductor. La gran ventaja del criterio del cruzamiento entre dos poblaciones de un sistema adimensional es que su presencia o ausencia puede determinarse inequívocamente. El aislamiento reproductivo constituye un criterio objetivo, nada arbitrario, para determinar si una población forma una o varias especies. La palabra "especie" indica una relación, como la palabra "hermano". Ser hermano no es una propiedad inherente de un individuo, como en cambio lo es la dureza de una piedra.

Un individuo es hermano solamente con respecto a otro. Una población constituye una especie sólo con respecto a las otras poblaciones. Pertenecer a una especie diferente no es cuestión de diferencias sino de distinguirse.

3) *El concepto de población con hibridación.* El concepto de la especie multidimensional es un concepto colectivo. Considera la especie como grupos de poblaciones que de hecho o potencialmente se cruzan entre ellas. Tales poblaciones, para conservar su identidad, no pueden coexistir en el mismo lugar a la vez. El concepto de especie multidimensional se aplica a poblaciones alopátridas y alocrónicas, poblaciones distribuidas en las dimensiones del espacio y en el tiempo y las clasifica sobre la base del cruzamiento mutuo.

Este concepto tiene la debilidad de todos los conceptos colectivos, a saber, las dificultades prácticas de delimitación: ¿qué poblaciones discontinuas debe considerarse que se cruzan "potencialmente"? Aunque el concepto multidimensional se acerca mucho más a la realidad que el concepto adimensional, es evidente que carece de la objetividad del último.

DEFINICIONES DE ESPECIE

Cuando el término especie se aplica a objetos inanimados, como al hablar de "especies minerales", se basa en el concepto tipológico de especie. Cuando el término se usa en biología, se basa en mayor o menor grado sobre los dos otros conceptos de especie, el adimensional (la solución de continuidad reproductiva) y el multidimensional (intercambio de genes ilimitado). Partes de estos dos conceptos se han incorporado en casi todas las definiciones de la especie dadas en biología en los últimos 100 años. La mayoría de las definiciones propuestas en los últimos 25 años han evitado toda referencia a distinción morfológica. Por ejemplo, yo mismo he definido la especie (Mayr, 1940) como "grupos de poblaciones naturales real o potencialmente intercruzables, aislados reproductivamente de otros grupos análogos" y Dobzhansky (1950) como "la comunidad de reproducción mayor y más amplia... de individuos sexuales y que se fecundan entre sí, que comparten un acervo de genes común".

Las definiciones que destacan este doble sentido biológico de la especie, el aislamiento reproductivo y la comunidad de acervo de genes, suelen denominarse definiciones "biológicas" de especie. Esta designación ha sido puesta en duda, por ejemplo por Simpson (1961), basándose en que no es exclusiva, puesto que muchas de las otras definiciones de especie también se refieren a especies vivas y a sus atributos biológicos. No puede negarse; y, sin embargo, la designación de "especie biológica" parece la más adecuada para el concepto moderno por tres razones. En primer

lugar, nunca se ha usado para ningún otro concepto o definición de especie, y por tanto resulta inequívoco lo que significa para el autor que use esta terminología. En segundo lugar, esta terminología destaca que el concepto subyacente se basa en el significado biológico de especie, es decir, servir de dispositivo protector para un lote de complejos de genes coadaptados y bien integrados. En tercer lugar, otras designaciones resultan aún más ambiguas. Así sucede, por ejemplo, para la denominación "concepto genético" preferida por Simpson (1961), llena de ambigüedad puesto que se ha aplicado a las más diversas definiciones de especie. El concepto de "especie genética" de De Vries, Lotsy, Shull, Bateson, y otros mendelianos es un concepto estrictamente tipológico de especie que no tiene ninguna relación con el concepto biológico. Una generación posterior de genéticos adoptó un concepto de especie genética basado en el criterio de esterilidad y el resultado fue el reconocimiento de las cenoespecies y otras entidades que tienen poco que ver con la especie biológica. Nada en un concepto genético de especie exige destacar las diferencias genéticas particulares que son esenciales para el status de especie, las de facilitar el aislamiento reproductor. El término "concepto biológico de especie" es, pues, un concepto que destaca el cruzamiento dentro del sistema de población y el aislamiento de reproducción frente a las otras y está tan aceptado y de modo tan uniforme que es difícil que conduzca a error. Véase en Mayr (1957a) la historia del desarrollo del concepto biológico de especie.

Los aspectos en que suele insistirse con más frecuencia en las recientes discusiones del concepto biológico de especie son tres:

1) Las especies se definen por distinción más que por la diferencia;

2) La especie consta de poblaciones más que de individuos desconectados; y

3) La especie se define más inequívocamente por su relación de poblaciones no coespecíficas ("aislamiento") que por la relación de individuos coespecíficos entre sí. El criterio decisivo no es la fecundidad de los individuos sino el aislamiento reproductivo de las poblaciones.

El concepto tipológico de especie considera las especies como agregados al azar de individuos que tienen en común "las propiedades esenciales del tipo de la especie" y que "concuerda con el diagnóstico". El concepto estático ignora el hecho de que las especies son comunidades de reproducción. Los individuos de una especie de animales se reconocen para la reproducción. Una multitud de dispositivos garantizan la reproducción intraespecífica en todos los organismos (Spurway, 1955). La especie es también una unidad ecológica que, cualesquiera que sean los individuos que la componen, interactúa como una unidad con otras especies con las que comparte el ámbito. La especie, finalmente, es una unidad genética que consta de un gran acervo de genes que se intercambian, mientras que el individuo es un mero vaso temporal que guarda una pequeña porción del contenido del acervo de genes, durante un corto tiempo.

Estas tres propiedades elevan la especie por encima de la interpretación tipológica de una "clase de objetos". El carácter no arbitrario de la especie biológica resulta de esta cohesión interna del acervo de genes (Capítulo X) y de la producción biológica de discontinuidades entre especies (Capítulos V y XVII).

DIFICULTADES EN LA APLICACIÓN DEL CONCEPTO DE ESPECIE BIOLÓGICA

La adopción general del concepto de especie biológica ha barrido una serie de "patrones" confusos aplicados por los taxonomistas del pasado. Hay taxonomistas que quisieran que se consideraran especies a todas las variantes polimorfas, otros a las poblaciones morfológicamente distintas y unos terceros a toda población geográficamente aislada de una especie. Esta falta de un patrón universalmente aceptado confundía, no sólo a los biólogos generales que tenían que usar el trabajo de los taxonomistas, sino a los taxonomistas mismos. El ponerse de acuerdo sobre el criterio a usar, a saber, la categoría de especie definida biológicamente, ha supuesto un gran avance para la comprensión mutua.

Sin embargo, no se han orillado todas las dificultades con el descubrimiento de este patrón. Algunos taxonomistas confunden a los demás por no comprender la diferencia que existe entre la especie como categoría y la especie como taxon. La especie como categoría se define por el concepto de especie biológica. Sin embargo, el taxonomista práctico se ocupa de taxa, de poblaciones y grupos de poblaciones a los que ha de adscribir a una categoría u otra, por ejemplo a la categoría de especie o a la de subespecie. El criterio no arbitrario de la categoría de especie, biológicamente definido, es el de que exista o no cruzamiento. Cuando se enfrenta con la tarea de tener que atribuir a un taxon la categoría debida, sólo suele inferirse la existencia o potencialidad de cruzamiento. Esto, como ha destacado Simpson (1961), plantea en la mayoría sólo un pseudo problema. Si un taxon dado merece o no la categoría de especie, depende únicamente del conjunto de pruebas disponibles.

Las pruebas de que la definición se tome en un caso dado con suficiente grado de probabilidad es otra cuestión (distinta de la validez del concepto). Las pruebas suelen ser morfológicas, pero deducir de ello que se use o deba usarse un concepto morfológico de la categoría (no taxon) de especie es o bien una confusión de pensamiento o una injustificada recaída en la tipología. Las pruebas deben juzgarse a la luz de las consecuencias conocidas de la situación genética sentada en la definición (de la categoría) (Simpson, 1961:150).

No sólo la taxonomía tropieza con dificultades cuando intenta adscribir fenómenos concretos a categorías. La mayoría de los conceptos univer-

salmente aceptados de nuestra vida diaria encuentran dificultades análogas. La transición de la categoría de subespecie a la de especie encuentra un paralelo en las transiciones de niño a adulto, de primavera a verano, del día a la noche. ¿Hemos de abandonar estas categorías porque existan casos limítrofes y transiciones? ¿Hemos de abandonar el concepto de árbol porque haya sauces enanos, cactos gigantes e higueras estranguladoras? Tales conflictos se presentan siempre que nos enfrentamos con la tarea de clasificar los fenómenos en categorías.

Podemos encontrar varios tipos de dificultad al aplicar este criterio en casos concretos. Las dificultades se han considerado recientemente por Mayr (1957b) y Simpson (1961) y, para las plantas, por Grant (1957). Tales dificultades se deben a falta de información, a interposición evolutiva (especiación incompleta) o a una verdadera imposibilidad de aplicar el concepto (debido a asexualidad, es decir, a reproducción uniparental).

Falta de información

La clasificación de individuos variantes. Decidir si ciertos individuos bastante distintos morfológicamente pertenecen o no a la misma especie, es un problema rutinario de taxonomía. Los tipos de variación que son particularmente enojosos, se han estudiado por Mayr, Linsley y Usinger (1953), que han hecho sugerencias para resolver algunas de las dificultades. Interesa destacar las dificultades causadas por el dimorfismo sexual, las diferencias de edad, el polimorfismo genético, y las diferencias no genéticas de hábitos, con las que tropiezan los investigadores de insectos, de parásitos, y, de hecho, de cualquier grupo de animales vivos, debido a que algunos paleontólogos parecen creer que sólo trabajando con fósiles se tropieza con la dificultad de sacar deducciones a partir de tipos morfológicos.

Nadie negará que la aplicación del concepto de especie biológica a ejemplares fósiles es una tarea difícil. Sin embargo, en principio, no difiere de la tarea del neontólogo que rara vez puede estudiar las poblaciones naturales, sino que se ve obligado a clasificar ejemplares conservados. La tarea del paleontólogo se esclarece si recuerda que los fósiles son restos de organismos que en tiempos vivieron y que, cuando estaban vivos, eran miembros de poblaciones definidas genéticamente, del mismo modo que las especies que hoy viven. Los criterios morfológicos se usan por el paleontólogo como inferencias sobre las poblaciones naturales que han dejado los restos fósiles. No hay nada que justifique abandonar el enfoque biológico, simplemente porque sea a veces difícil decidir si varios tipos morfológicos son o no coespecíficos. Nadie hace la petición absurda de que el paleontólogo pruebe el aislamiento reproductivo de la especie que admita. Sin embargo, por una conveniente consideración de todos los datos morfológicos, ecológicos, estratigráficos y de distribución disponibles, suele poder deducir con gran probabilidad si ciertos ejemplares cuando vivos fueron o no miembros de la misma población. Los problemas de aplicación del concepto de especie a los fósiles se han discutido por Simpson (1951b, 1961), por Imbrie (1957) y por varios participantes en el simposio sobre el concepto de especies en paleontología (Sylvester-Bradley, 1956).

La clasificación de poblaciones. El criterio del status especie, "coexistencia simpátrida sin cruzamiento", plantea también problemas concretos cuando dos poblaciones se dan en áreas geográficas contiguas, pero en habitats muy distintos. Donde el bosque de lluvias siempre verde del centro de África se pone en contacto con la vegetación del campo abierto, se puede encontrar el drongo del bosque *Dicrurus ludwigii* a 50 metros del drongo de la sabana *D. adsimilis*, árbol muy similar pero no el mismo. De hecho, nunca se han cruzado. Lo mismo puede decirse de otros pares de especies muy íntimamente emparentadas, siempre que los habitats se encuentren a lo largo de un límite muy acusado. Aunque tales especies se desplacen la una a la otra, espacialmente deben considerarse simpátridas. Se dan parejas potenciales dentro del margen entre los dos ámbitos durante la época de reproducción y podrían cruzarse libremente si no estuvieran separadas por mecanismos de aislamiento específicos. Los términos "simpátrida" y "coexistencia" en las definiciones de especies deben concebirse con amplitud para incluir las poblaciones cuyos individuos crucen el ámbito de la otra durante la estación de la reproducción, aunque los habitats en que viven no se superpongan en el espacio (Cain, 1953).

Especiación incompleta

La evolución es un proceso gradual, y, en general, lo mismo hay que decir de la multiplicación de especies (excepto por poliploidia). En consecuencia, se encuentran muchas poblaciones en la naturaleza que han recorrido sólo en parte el camino hacia el status de especie. Pueden haber adquirido algunos atributos de especies distintas, pero carecer de otros. Una u otra de las tres propiedades más características de especie (aislamiento en la reproducción, diferencia ecológica y distinción morfológica) están incompletamente desarrolladas en tales casos. La aplicación del concepto de especie a tales poblaciones incompletamente especiadas ofrece considerables dificultades. Las diversas situaciones que suelen encontrarse pueden clasificarse bajo seis epígrafes.

1) Continuidad evolutiva en el espacio y el tiempo. Las especies que están muy extendidas en el espacio o tiempo pueden tener poblaciones extremas que se comporten entre sí como especies distintas, aunque estén conectadas por una cadena ininterrumpida de poblaciones que se cruzan. En el Capítulo XVI se dan casos de aislamiento en la reproducción entre

poblaciones geográficamente alejadas de una misma especie. Por ejemplo, cuando las ranas leopardo *(Rana pipiens)* del norte de Estados Unidos se cruzan con ranas del sur de Florida y de Texas, la mayoría de los embriones mueren durante el desarrollo (Moore, 1949).

Las poblaciones intermedias entre especies sucesivas habrían de constituir el caso normal en paleontología y todas las poblaciones hubieran dejado registro fósil. De hecho, las lagunas en el registro fósil son tan frecuentes que sólo en contados casos se ha conseguido empalmar estirpes ininterrumpidas formando verdaderas especies. La evolución desde *Micraster leskei* a través de *M. cortestudinarium* hasta *M. coranguinum* (Fig. II-1) es uno de estos casos (Kermack, 1954; véase también Nichols, 1959). En otros casos, citados en la literatura, las diferencias en las estirpes son tan ligeras que los neontólogos se inclinarían a considerar las formas consecutivas, meras subespecies de una sola especie politípica. Aunque el número de casos que plantean dificultades reales al taxonomista sea muy pequeño, no puede negarse que una delimitación objetiva de las especies en un sistema multidimensional resulta imposible.

(2) *Adquisición de aislamiento en la reproducción sin cambio morfológico equivalente.* Este grupo de casos plantea una dificultad más práctica que fundamental. Cuando la reconstrucción del genotipo de una población aislada se ha traducido en la adquisición de aislamiento en la reproducción, tal población debe considerarse una especie biológica, sin tener en cuenta lo que haya cambiado morfológicamente. Tales especies gemelas se discutirán en el Capítulo III.

(3) *Diferenciación morfológica sin adquisición de aislamiento en la reproducción.* La adquisición de mecanismos de aislamiento en poblaciones aisladas, a veces se demora mucho después de haberse producido la diferencia morfológica (Grant, 1957, Mayr, 1957 a). Tales poblaciones pueden ser tan diferentes morfológicamente como especies genuinas y, sin embargo, cruzarse indiscriminadamente, cuando se ponen en contacto. El género de caracoles *Cerion* de las Antillas ilustra muy bien este caso. Siempre que el aislamiento en la reproducción y la diferenciación morfológica no coinciden, la decisión respecto al status de especie debe basarse en una amplia consideración del caso particular. La solución suele resultar un compromiso poco satisfactorio.

(4) *Aislamiento en la reproducción basado en el aislamiento de habitat.* En la literatura se han descrito muchos casos de poblaciones naturales que se comportan entre sí como especies genuinas (en zonas de contacto) mientras sus habitats se mantengan inalterados. Sin embargo, el aislamiento en la reproducción se rompe en cuanto las características de estos habitats cambian, habitualmente por la intervención del hombre. Los sapos *Bufo americanus* y *B. fowleri* de Norteamérica (Blair, 1941) y los papamoscas *Terpsiphone rufiventer* y *T. viridis* (Chapin, 1948) son ejem-

plos conocidos. Antes de trastornarse el habitat habría resultado indudable el estado de estas especies, pero después se comportan como poblaciones coespecíficas. En el Capítulo VI se estudiarán más estos casos de rotura secundaria del aislamiento.

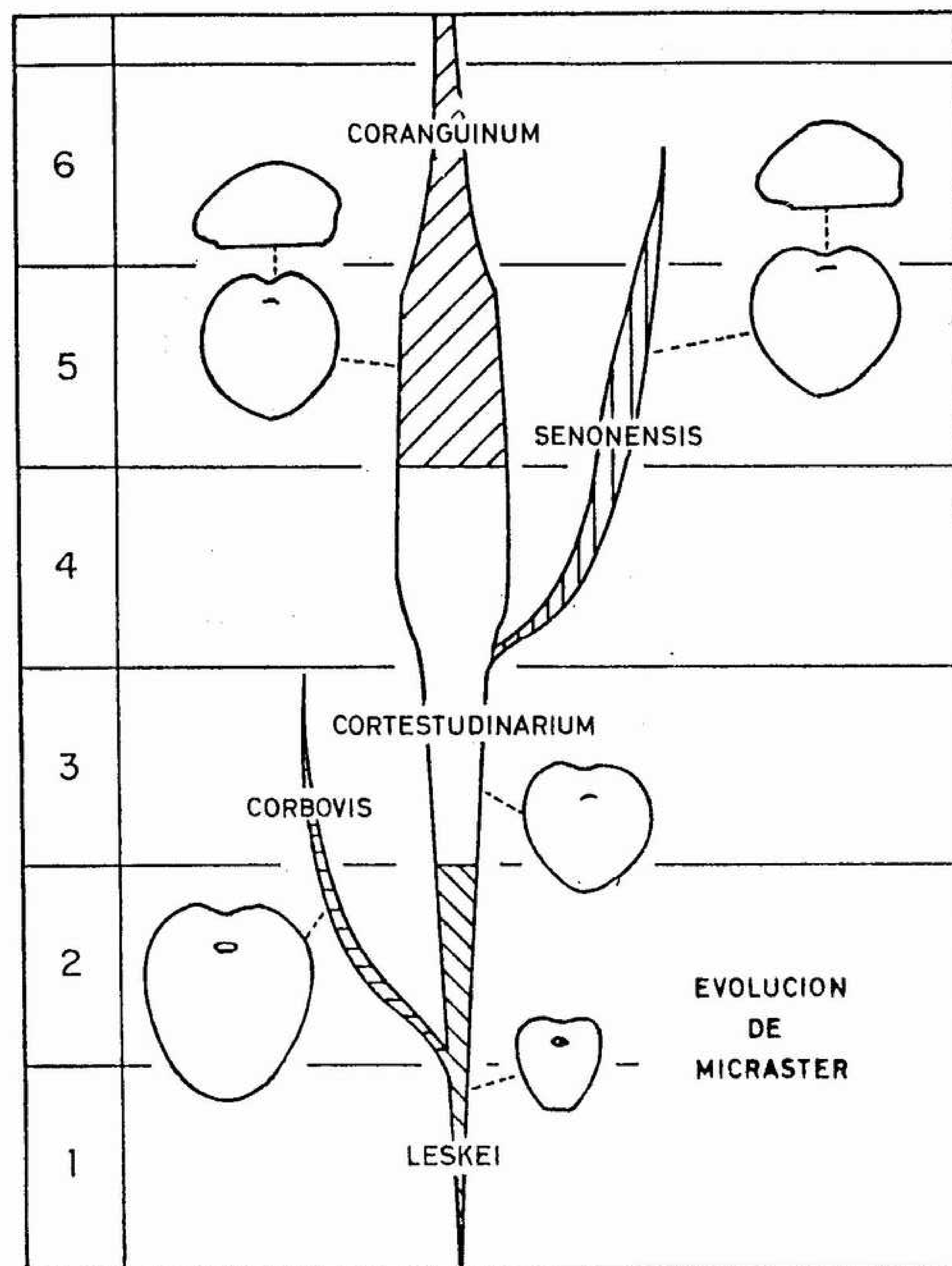


Fig. II-1. Especiación gradual en el tiempo. El género de equinoideos *Micraster* se modifica en el Cretáceo del sur de Inglaterra, a lo largo de seis niveles geológicos sucesivos, desde *M. leskei*, a través de *M. cortestudinarium*, hasta *M. coranguinum*. (Según Imbrie, 1957.)

5) *La imperfección del mecanismo de aislamiento.* Pocos mecanismos de aislamiento son dispositivos de "todo o nada" (véase Capítulo V). Se establecen paso a paso (excepto en la poliploidia), de modo que la mayoría de los mecanismos de aislamiento de una especie incipiente son imperfectos e incompletos. El nivel de especie se alcanza cuando el proceso de especiación se ha hecho irreversible, aunque algunos de los mecanismos de aislamiento (componentes) no hayan alcanzado la perfección (véase Capítulo XVII). Determinar si una especie incipiente ha alcanzado el punto de irreversibilidad, muchas veces resulta imposible.

6) *Logro de diferentes niveles de especiación en distintas poblaciones locales.* El perfeccionamiento de los mecanismos de aislamiento puede producirse a velocidades muy distintas en diferentes poblaciones de una especie politípica. Dos especies ampliamente superpuestas pueden, en consecuencia, ser completamente distintas en ciertas localidades y cruzarse libremente en otras. Lorkovic (1953) ha descrito casos así en mariposas. Muchos casos de hibridación simpátrida que se estudian en el Capítulo VI, tienen este carácter. La solución de compromiso que el taxonomista práctico adopta a veces, en igualdad de otras circunstancias, es comparar los tamaños de las zonas de simpatría sin trastornar y las zonas de hibridación. La que sea mayor decide el status de especie en favor o en contra.

La especie es una población separada de otras por una discontinuidad, pero no toda discontinuidad eleva la población aislada al rango de especie. Si denominamos *ínsula* a una población o grupo de poblaciones más o menos aisladas, podemos distinguir, en los organismos que se reproducen sexualmente, ínsulas geográficas, ecológicas y de reproducción, de las cuales sólo la última constituye especie. El supuesto implícito hecho por ciertos autores de que los tres tipos de ínsulas coinciden no se apoya en hechos conocidos y ha conducido a conclusiones injustificadas respecto a las rutas de la especiación.

Los seis tipos de fenómenos descritos en los párrafos anteriores son consecuencia de la naturaleza gradual del proceso ordinario de especiación. La demostración del status de especie para una población dada es difícil o imposible en muchos casos.

Dificultades planteadas por la asexualidad

El criterio de cruzamiento entre poblaciones naturales, la prueba decisiva de coespecificidad en los animales superiores, no puede practicarse en los organismos que se reproducen uniparentalmente. Es evidente que la falta de este criterio opone el obstáculo más formidable y fundamental a la aplicación del concepto de especie biológica. ¿Qué tiene que considerar el evolucionista como "unidad de evolución" en tales organismos?

La asexualidad en los organismos existentes es, casi con seguridad, un fenómeno secundario (Dougherty, 1955; Stebbins, 1960). Todos los organismos asexuales existentes parecen proceder de formas sexuales. Las estirpes que se reproducen asexualmente encuentran, antes o después, uno de los tres destinos: extinguirse, mutarse o intercambiar genes con alguna otra estirpe, por algún proceso de recombinación (Pontecorvo, 1958). De hecho, la sexualidad clandestina parece bastante común entre los organismos denominados asexuales. Para obviar ésta y otras dificultades, cada vez se usa más la expresión "reproducción uniparental" en lugar de "reproducción asexual". Por ejemplo, muchos biólogos se resisten a considerar la partenogénesis como reproducción asexual.

Es prematuro hacer una propuesta definitiva respecto a la aplicación del concepto de especie a los organismos que se reproducen asexual o uniparentalmente. Si la mutación y la supervivencia fueran acontecimientos fortuitos entre los supervivientes de un individuo asexual, habría que esperar un continuo morfológico (y genético) completo. Sin embargo, se han observado discontinuidades en los grupos más cuidadosamente estudiados de organismos asexuales, lo que ha permitido clasificarlos taxonómicamente. Para este fenómeno he adelantado la explicación (Mayr, 1957b) "de que los tipos existentes son los supervivientes de un gran número de formas producidas, los tipos supervivientes se han concentrado alrededor de un número limitado de cimas adaptativas y los factores ecológicos han dado al continuo primitivo una estructura taxonómica". Cada cima adaptativa está ocupada por un "tipo" diferente de organismos y si cada "tipo" es lo bastante distinto de los restantes, parece legítimo considerar a tal conjunto de genotipos como una especie (véase también el Capítulo XV).

Se han hecho distintas propuestas para resolver la dificultad que la asexualidad plantea al concepto biológico de especie. Algunos autores han llegado a abandonar enteramente el concepto de especie biológica y a regresar al de especie morfológica para los organismos sexuales y asexuales. No veo nada en apoyo de esta solución. Exagera la importancia de la asexualidad, que es tanto secundaria como de extensión limitada, y vuelve a la subjetividad y arbitrariedad de la especie morfológica (véase Hairston, 1958 y Simpson, 1961 que estudian con claridad este problema).

Una segunda solución, la de usar un término que no prejuzgue nada ("binomio") para los tipos de organismos asexuales y reservar el término de especie biológica para los organismos sexuales (Grant, 1957), nos parece lógico y consecuente. Sin embargo, pasa por alto el hecho de que la palabra "especie" no sólo significa la unidad biológica de una población aislada en la reproducción, sino también la unidad de clasificación de un tipo de organismo. Tal vez sea esta consideración lo que ha llevado a la mayoría de los taxonomistas prácticos a ser francamente dualistas: a defi-

nir el término de especie biológicamente en los organismos sexuales y morfológicamente en los asexuales. El hecho de que el grado de diferencia genética sea, en resumidas cuentas, la causa tanto del aislamiento en la reproducción como de la diferencia morfológica, justifica biológicamente este modo de proceder. Sacar conclusiones del grado de diferencia morfológica sobre el probable grado de aislamiento en la reproducción, es un método de inferencia que se ha aplicado de antiguo con éxito a poblaciones aisladas en organismos sexuales. No hay razón para no extender su aplicación a los tipos asexuales. Se traduce en reunir en una sola especie a los individuos asexuales que no manifiesten entre sí mayor diferencia morfológica que los individuos o poblaciones coespecíficos de especies sexuales próximas. En estos casos son inevitables la subjetividad y arbitrariedad, particularmente cuando no hay ninguna especie sexual próxima.

Cain (1954a), Meglitsch (1954), y Simpson (1961) hablan de "poblaciones" asexuales o uniparentales. Sin embargo, todo individuo y sus descendientes están aislados en la reproducción en los organismos asexuales, y no veo y deseo para definir el término "población" en tales organismos. Simpson (1961) afirma que individuos que se reproducen uniparentalmente pueden tratarse como especies porque su unidad "se mantiene por la comunidad de herencia, por la capacidad de los genes de propagarse por la población (que por tanto posee un acervo de genes), y por la inhibición de su propagación a otras poblaciones". Me parece que estas afirmaciones están en contradicción con hechos conocidos. Casos como el de los rotíferos Bdelloidea muestran que la comunidad de herencia no ayuda a definir la especie uniparental, y no conozco pruebas de que los genes, en una especie uniparental, puedan propagarse a otros individuos fuera de los descendientes (excepto los fenómenos de parasexualidad). Creo, por estas razones, que introducir el término "población" en la definición de una especie asexual o uniparental no está justificado.

¿El concepto de especie biológica se invalida por las dificultades dichas que encuentra su aplicación?

Puede responderse con confianza que no. No hay casi ningún concepto que en ocasiones no resulte difícil de aplicar, sin que por ello haya que desecharlo. Las ventajas de la especie biológica son mucho mayores que sus limitaciones. Las dificultades son bastante poco frecuentes en la mayoría de los grupos de animales y están bien circunscritas cuando se producen. Tales dificultades son menos frecuentes en las situaciones adimensionales en que (con excepción de la paleontología) se estudian la mayoría de las especies. De hecho, el concepto de especie biológica, aunque se base en inferencias, casi siempre permite delimitar una especie taxonómica más sana que el concepto morfológico.

Importancia de una definición no arbitraria de especie

Quien, como Darwin, rechace que las especies son unidades naturales definidas de modo no arbitrario, no sólo elude la solución, sino que no logra plantearse y resolver algunos de los problemas más interesantes de biología. Estos problemas sólo se le imponen al investigador que intenta determinar el status de especie de las poblaciones naturales. La clasificación correcta de muy distintos tipos de variedades, de polimorfismo (Capítulo VII), de especie politípica (Capítulo XII), de razas biológicas (Capítulo XV) carecería de sentido, de hecho se ignoraría, a no ser por el interés de ordenar las poblaciones y fenotipos naturales dentro de especies biológicas. La aplicación del concepto ha permitido avanzar en la selección de ejemplares fósiles (Sylvester-Bradley, 1956). Aunque las pruebas sean principalmente morfológicas, una interpretación de los ejemplares fósiles basada en conceptos biológicos obliga al paleontólogo a tomar decisiones claras: ejemplares diferentes morfológicamente que se encuentren en la misma exposición (la misma muestra) pueden ser bien de especies diferentes, o variantes dentro de una misma población (exceptuando los casos relativamente raros de depósitos secundarios).

No fue posible abordar con precisión el problema de la multiplicación de las especies hasta que se desarrolló el concepto de especie biológica. Sólo después de que los naturalistas han insistido en definir nítidamente las especies locales, se planteó el problema de colmar la solución de continuidad entre especies. Y sólo entonces surgió el problema de si la especie es o no es una unidad de evolución y qué tipo de unidad (Simpson, 1951b; Thoday, 1951).

De lo dicho se impone que el problema de la especie tiene gran importancia en biología evolutiva y que el acuerdo creciente sobre el concepto de especie biológica se ha traducido en una uniformidad de patrones y en una precisión que han resultado muy beneficiosas por razones tanto teóricas como prácticas.

Capítulo III

CARACTERES DE ESPECIE MORFOLÓGICA Y ESPECIES GEMELAS

El concepto de especie morfológica, que dominó la taxonomía animal durante el siglo XIX y comienzos del siglo XX, pierde constantemente terreno. Sin embargo, gran parte del pensamiento contemporáneo sobre la especie todavía se apoya en él. En vista de la importancia histórica de este concepto y de la corrección de alguno de sus elementos, merece discutirse con más detalle de lo que cupo en la exposición general de los conceptos de especie hecha en el capítulo anterior.

El argumento de los defensores del concepto de especie morfológica es el siguiente: "Las poblaciones naturales consideradas por consenso general como especies son morfológicamente distintas. La diferenciación morfológica es, pues, el criterio decisivo de la categoría de especie. En consecuencia, toda población natural que sea morfológicamente distinta debe reconocerse como especie separada". La conclusión es errónea aunque se base sobre la observación correcta de que existe una correlación general entre aislamiento en la reproducción y diferencia morfológica. Es equivocada porque pasa por alto el papel estrictamente secundario de las diferencias morfológicas. El criterio primario del rango de especie de una población natural es el aislamiento en la reproducción. El grado de diferencia morfológica exhibido por una población natural es un subproducto de la discontinuidad genética resultante del aislamiento en la reproducción. Esta consideración necesita una reevaluación de los caracteres morfológicos como criterios de especie. Como el hecho de que las poblaciones naturales sean simpátridas indica aislamiento en la reproducción, podemos usar el grado de diferencia morfológica entre especies simpátridas como patrón en la evaluación del status taxonómico de poblaciones aisladas emparentadas. La aplicación del concepto de especie biológica se facilita, pues, por una adecuada evaluación de las diferencias morfológicas.

La vulnerabilidad de un concepto de especie puramente morfológico en las especies que se reproducen sexualmente, puede demostrarse ante

todo por dos tipos de pruebas: 1) la presencia de diferencias morfológicas notorias entre individuos y poblaciones coespecíficas (variación intraespecífica); 2) la virtual ausencia de diferencias morfológicas entre ciertas poblaciones simpátridas ("especies gemelas") que, por lo demás, poseen todas las características de especies genuinas (diferencia genética y aislamiento en la reproducción).

Variación intraespecífica

Con frecuencia hay mayor diferencia morfológica entre individuos de una misma población o entre poblaciones coespecíficas que entre especies relacionadas. En el conocido pato de río, el ánade, originalmente Linneo describió el macho como *Anas boschas* y la hembra como *Anas platyrhynchos*. En muchos otros grupos de aves (aves del paraíso, colibríes, tángara, mosquitero silbador, etc.) las hembras difieren de los machos de la propia especie más que de las hembras de especies próximas. Todavía mayores son tales diferencias sexuales entre peces (por ejemplo las hembras de peces de mares profundos que tienen machos enanos), insectos (por ejemplo las hormigas soldados, las avispas mutílidas) y los invertebrados inferiores (por ejemplo, el macho enano del gusano equiúrido *Bonellia viridis*).

La diferencia entre las fases inmaturas y los adultos de muchas especies de animales es extraordinaria. Así sucede en insectos, invertebrados inferiores (larvas de crustáceos que nadan libremente, moluscos, equinodermos) y particularmente en parásitos. Descubrir que "Cercaria" es una fase en el ciclo de vida de los tremátodos y que "Cysticercus" es una fase en el ciclo de vida de los céstodos requiere verdadero ingenio.

Sin embargo, no debe recurrirse a estos ejemplos extremos. En muchos casos, la definición morfológica de la especie resulta difícil por la variabilidad individual ordinaria. Esta variabilidad puede ser totalmente genética o deberse, en cierto grado, a la modificación no genética del fenotipo por condiciones ambientales locales. Algunos grupos de animales parecen sujetos particularmente a esta modificación. Así sucede, al parecer, con los bivalvos de agua dulce *(Anodonta)*, caracoles de agua dulce y algunos caracoles marinos. Más de 250 "especies" descritas del bivalvo *Anodonta* son meras variantes locales de una sola especie (Schnitter, 1922). En el género *Melania*, Riech (1937) encontró 114 "especies" que eran simples variantes de una especie previamente descrita y en los caracoles de las ciénagas del género *Lymnaea*, más de 1.000 nombres se han reducido por Hubendick (1951) a unas 40 especies (véase Capítulo VII, en el apartado "Variación individual").

¿Qué actitud toma el defensor del concepto de especie morfológica

frente a esta variación? Es curioso que adopte precisamente la misma que el defensor del concepto de especie biológica. Por diferente que sea una variante morfológica, en cuanto se descubre que es miembro de la misma población de reproducción (diferencias de sexo y edad, polimorfismo) o que es una variante local (genética o agenética), caen en la sinonimia. Es completamente evidente, pues, que incluso los defensores del concepto morfológico de especie basan sus decisiones taxonómicas en último término por el criterio biológico del cruzamiento. El grado de diferencia morfológica es un patrón completamente inútil del status de especie, a menos que se aplique conjuntamente con criterios biológicos tales como "población", "cruzamiento" y "aislamiento en la reproducción".

Esta conclusión se refuerza considerando la situación inversa, en la que se implican tipos sumamente similares morfológicamente, pero que pertenecen a especies biológicamente diferentes, las denominadas especies gemelas. De nuevo resulta evidente que un criterio puramente morfológico resulta insostenible.

Especies gemelas

El naturalista, en ocasiones, encuentra poblaciones simpátridas que morfológicamente son sumamente semejantes, si no idénticas, pero están aisladas en la reproducción. ¿Qué hacer con tales poblaciones? Los partidarios de un concepto puramente morfológico de especies no las clasificarán como especies porque, como formuló Sturtevant (1942), "las especies distintas deben poder diferenciarse sobre la base de material ordinario conservado". Las poblaciones naturales que no se distinguen fácilmente pero que, sin embargo, están aisladas en la reproducción, han causado grandes dificultades en la literatura biológica y taxonómica. Tales poblaciones se han denominado a veces "razas biológicas", término bajo el cual se han comprendido muchos problemas y fenómenos heterogéneos (Capítulo XV). La adopción del concepto de especie biológica demuestra que la mayoría de las "razas biológicas" no se diferencian de otras especies válidas más que por lo ligero de las diferencias morfológicas. Para estas especies similares se ha introducido en inglés el término "sibling species" (*especies gemelas*) por Mayr, en 1942, como traducción de expresiones equivalentes en otros idiomas: *espèces jumelles* (Cuénot, 1936) y *Geschwisterarten* (Ramme, 1930). Numerosos autores, comenzando por Pryer (1886), han estudiado, con diversos nombres, pares o grupos mayores de especies muy similares (véase en Ramme, 1951:313, una historia de la terminología). La pretensión de algunos entomólogos de que las especies gemelas difieren de otras especies en su origen y biogeografía, no se ha podido sostener.

Las especies gemelas pueden definirse como "poblaciones naturales similares o idénticas morfológicamente que se reproducen aisladamente".

Las especies gemelas tienen una importancia triple en biología: *a*) permiten que contrastemos la validez del concepto de especie biológica frente al de especie morfológica; *b*) tienen gran importancia práctica en biología aplicada, en la lucha contra plagas agrícolas y en entomología médica; *c*) tienen importancia histórica en el estudio de la especiación (Capítulo XV), ya que se han citado por algunos autores como pruebas de un tipo separado de especiación.

Grupos bien estudiados de especies gemelas

Las características de las especies gemelas se entienden del mejor modo, si se describen con detalle algunos de los casos mejor conocidos. En el género *Drosophila*, la mayoría de las especies complejas contienen grupos de especies gemelas (Patterson y Stone, 1952). Los tipos de diferencias que pueden existir entre dos especies gemelas, se muestran típicamente por los estudios extensos del par *Drosophila pseudoobscura* Frolova y *D. persimilis* Dobzhansky y Epling. Lancefield (1929) descubrió diferencias entre dos tipos de moscas que denominó *D. pseudoobscura*, raza A y *D. pseudoobscura*, raza B. El cruzamiento entre las "razas" producía híbridos F_1 de los cuales las hembras eran fecundas y los machos estériles. Lancefield descubrió que el cromosoma Y de la "raza A" tenía forma de J y el de la "raza B" forma de V. Desde este modesto comienzo, el número de diferencias conocidas ha ido creciendo continuamente y cuando se descubrió que las dos "razas" coexistían sobre amplias regiones sin cruzarse, fueron elevadas al rango de especies (Dobzhansky y Epling, 1944). Los cromosomas de la glándula salival de las dos especies son muy distintos y de pleno valor de diagnóstico, aunque las disposiciones de los genes varían dentro de cada especie (Dobzhansky, 1944). Al principio se pensó que las dos especies eran morfológicamente idénticas, pero después se encontró que el número medio de dientes en los peines sexuales de los machos es mayor en *D. pseudoobscura* que en *D. persimilis*, en tanto que las alas de *D. persimilis*, por término medio, son mayores que las de *D. pseudoobscura*. Reed, Williams y Chadwick (1942) calcularon un índice especial para varias medidas de ala, que varían desde 45,7 a 62,8 (55,7) en diferentes estirpes de *D. pseudoobscura* y desde 68,8 a 76,2 (72,6) en *D. persimilis*. Rizki (1951) mostró que existe una clara diferencia entre las especies, en la forma de los genitales masculinos. Nuevas diferencias descubrió Spassky (1957).

Lo que en un momento se consideraron dos "razas biológicas" morfológicamente indistinguibles, se aceptan hoy como dos especies similares que se distinguen por caracteres con valor de diagnóstico en los cromo-

somas de las glándulas salivales, genitales masculinos, peines sexuales y tamaño relativo del ala. Este proceso, traído aquí como ejemplo con considerable detalle, resulta típico de nuestro conocimiento de la mayoría de las especies gemelas. Cuando se descubren, se consideran morfológicamente idénticas o casi idénticas, pero un estudio más atento va descubriendo una diferencia morfológica tras otra que se refuerzan por diferencias ecológicas. *Drosophila persimilis*, por ejemplo, tiene una distribución más septentrional que *D. pseudoobscura* y se encuentra con más frecuencia a altitudes superiores, lo que prueba que prefiere temperaturas más bajas. Las dos especies también difieren en su ritmo diurno de actividad, en su reacción a la luz (Lewontin, 1959), y en otras características ecológico-fisiológicas (Pittendrigh, 1958). Las hembras de *D. pseudoobscura* alcanzan madurez sexual a las 32 a 36 horas después de salir del huevo; las de *D. persimilis* a una edad de 44-48 horas (Spieth, 1958). Puede haber diferencias en sus olores, como se manifiesta por sus preferencias interespecíficas de copulación (Mayr, 1950b). En pocas palabras, si se examinan estrictamente, se observa que la mayoría de las propiedades de estas especies difiere ligera o notoriamente. A pesar de su analogía superficial, las dos especies constituyen dos complejos de genes muy diferentes. Para detalles sobre otras especies gemelas del género *Drosophila*, véase Dobzhansky (1951), Patterson y Stone (1952), Carson (1954) y otra literatura reciente.

Tal vez el caso más celebrado de especies gemelas sea el del complejo del mosquito de la malaria de Europa. Según la literatura antigua, la malaria en Europa se debe *al* mosquito de la malaria, *Anopheles maculipennis*. Un estudio de la distribución y ecología de este mosquito descubrió toda una serie de misteriosas irregularidades. Se ha observado que abundan los mosquitos *Anopheles* en ciertas partes de Europa donde no hay malaria. En algunas comarcas, los mosquitos sólo se alimentan de animales domésticos, en otras prefieren al hombre. Hay regiones en que están vinculados al agua dulce; en otros al agua salobre. Sólo comenzó a producirse claridad, cuando Fallerini descubrió diferencias constantes en los huevos de mosquitos que diferían en características biológicas. Finalmente, Missiroli, Hackett, Bates, Swellengrebel, de Buck y van Thiel demostraron que *el* mosquito de la malaria europeo era, de hecho, un grupo de seis especies gemelas (Tabla III-1).

Las diferencias en algunas de las características biológicas de estos tres mosquitos, son muy notorias. Por ejemplo, difieren en sus exigencias de espacio durante la cópula: *atroparvus* se conjuga en una jaula pequeña sin formar enjambre; *labranchiae* se conjuga en una jaulita (1 a 0,5 m); *sacharowi* en una caja del tamaño de una habitación, *maculipennis* en una gran jaula exterior; y ha sido imposible conseguir que se reproduzcan en cautividad *messeae* ni *melanoon*. Todos los cruzamientos se han hecho con machos *atroparvus* porque sólo en esta especie los machos se conjugan

TABLA III-1. — *Diferencias biológicas entre miembros del grupo de mosquitos* Anopheles maculipennis

Característica comparada	*A. melanoon y subalpinus*	*A. messeae*	*A. maculipennis*	*A. atroparvus*	*A. labranchiae*	*A. sacharowi (elutus)*
Color del huevo	Todo negro o (*subalpinus*) con barras cruzadas negras	Barras transversales, parte de una pauta oscura difusa	Dos barras cruzadas negras sobre fondo claro	Moteado o con manchas negras triangulares	Similar al de *atroparvus*, pero más pálido y con manchas menores	Gris sin dibujo
Flotador del huevo	Grande y liso	Grande y rugoso	Grande y rugoso	Pequeño y liso	Muy pequeño y rugoso	Carece
Cromosoma X	Típico	Extensa reordenación	Típico	Típico	Típico	Pequeña inversión
Tercer cromosoma	Inversión en el brazo derecho	Inversión en el brazo derecho	Inversión en el brazo derecho	Típico	Típico	Inversión en el brazo izquierdo
Habitat	Con frecuencia arrozales	Agua dulce fría estancada	Agua dulce fría corriente	Agua ligeramente salobre, fría	Agua salobre en general caliente	Agua somera estancada con frecuencia salobre
Hibernación	No	Sí	Completa	No	No	No
Se alimenta del hombre	?	Rara vez	No	Sí	Sí, con preferencia	Casi exclusivamente
Portador de malaria	No	No (rara vez)	No	Ligeramente	Muy peligroso	Muy peligroso
Ámbito	Mediterráneo	Europa continental y septentrional	Montañas de Europa	Norte de Europa	Principalmente sur de Europa	Mediterráneo oriental y Próximo Oriente

en condiciones de laboratorio. Las distintas combinaciones muestran distintos grados de esterilidad (Tabla III-2).

TABLA III-2. — *Fecundidad de cruzamientos interespecíficos en el grupo* Anopheles maculipennis (*)

Híbrido	*A. atroparvus* ♂ con			
	labranchiae ♀	*melanoon* ♀	*maculipennis* ♀	sacharowi ♀
F_1 ♂	Estéril	Estéril	Estéril	Estéril
F_1 ♀	Fecundo	Estéril	Estéril	Letal
Recruzamiento (con *atroparvus*)	20 % fecundo	Fecundo		

* En el cruzamiento con *messeae*, todos los huevos son letales.

Después de 30 años de investigación se han encontrado que las mejores diferencias morfológicas entre estas especies de *Anopheles* se encuentran en los huevos. Sin embargo, se han encontrado diferencias adicionales. El número y ramificación de los pelos en los apéndices larvarios suelen servir de diagnóstico para cada especie de una localidad dada. La forma de las espinas externas (apuntada o bien roma o redondeada) sobre uno de los segmentos de las armaduras genitales externas masculinas, tal vez tenga valor de diagnóstico. Hay diferencias en algunas de las especies, en el tamaño y forma de las escamas de las alas. Frizzi (1952) ha mostrado que hay diferencias constantes entre las especies en las ordenaciones de los genes, como lo indican las bandas de los cromosomas salivales (Tabla III-1).

Con la distribución geográfica (templada o subtropical) y las preferencias de habitat se correlaciona un considerable número de diferencias fisiológicas entre las especies (Büttiker, 1948). Los huevos de las especies de agua fría *A. maculipennis* se desarrollan mucho más rápidamente que los huevos de varias especies de agua templada (Kettle y Sellyck, 1947). *Anopheles messeae* y *maculipennis* forman grandes cuerpos grasos en otoño e hibernan en un refugio frío. Las otras especies pueden inducirse durante todo el invierno a alimentarse o poner huevos en condiciones convenientes.

EXISTENCIA DE ESPECIES GEMELAS

Las especies gemelas se dan en todos los grupos de animales; sin embargo, parecen darse con mayor frecuencia en algunos grupos, como en los insectos, que en otros, como los vertebrados. Convendría tener datos

numéricos exactos de estas diferencias, pero no será posible hasta que no se conozca mejor la taxonomía de estos grupos. Con anterioridad se han publicado revisiones sobre especies gemelas (Mayr, 1942, 1948; Brown, 1959). Muchos ejemplos se recogerán y discutirán en las páginas que siguen, pero se han tomado casi al azar dentro del enorme número de casos de la literatura taxonómica. Apenas hay monografía o revisión taxonómica que no aporte nuevos ejemplos de especies gemelas.

Vertebrados

El orden de mamíferos en que las especies gemelas son más comunes es el de los roedores. En las aves son relativamente raras y constituyen menos del 5 % de todas las especies. Stresemann (1948) ha registrado doce diferencias entre las dos especies de ruiseñores (*Luscinia megarhyncha* y *L. luscinia*) de las cuales sólo tres son morfológicas. Las especies gemelas son frecuentes entre los papamoscas tiranos, particularmente los géneros *Empidonax*, *Elaenia*, y *Myiarchus*. Los vencejos del género *Collocalia* de la India, con al menos 12 especies, constituyen el grupo mayor y más homogéneo morfológicamente de especies gemelas que se conoce entre las aves. La estructura del nido puede constituir el mejor carácter diferencial dentro del género. Se dan especies gemelas entre las serpientes (por ejemplo, *Thamnophis*) y lagartos (por ejemplo, *Lacerta*, Kramer y Mertens, 1938; *Emoia*, Brown y Marshall, 1953). Están muy difundidas entre las ranas con su morfología externa relativamente sencilla. La *Rana brevipoda* difiere de *R. nigromaculata* en la ecología, notas de la llamada y conducta general, no encontrándose híbridos en las partes del Japón donde son simpátridas, aunque pueden producirse híbridos fecundos en el laboratorio (Moriya, 1951). Otros ejemplos son *Leptodactylus ocellatus* y *reticulatus* en la Argentina (Ceci, 1949a), *Crinia signifera* e *insignifera* (Moore, 1954) y otras especies de ranas de Australia (Main, 1957; Main y col., 1958) y muchas ranas norteamericanas.

Las especies gemelas parecen muy frecuentes entre los peces. Minamori (1952) describió en Honshu occidental dos "razas" de locha, *Cobitis taenia*, que, evidentemente, son especies genuinas, ya que no parecen cruzarse en los ríos donde coexisten. La menor de ambas especies está adaptada a aguas más templadas y fondos más cenagosos, y la mayor a aguas más frías y fondos más arenosos. En muchos ríos sólo se encuentra la especie mayor. Un análisis posterior descubrió que por lo menos existe otra especie gemela más y demostró que el cruzamiento entre estas especies es en gran parte estéril (Minamori, 1956). Tres especies muy semejantes del complejo de la anguila arenosa menor *(Ammodytes lancea)* difieren en la ecología, estación de cría y en algunos caracteres morfológicos secundarios (Jensen, 1941).

En los salmónidos, las especies gemelas parecen ser comunes, pero por una serie de razones muy difíciles de definir. La mayoría de estas familias viven en agua salada, pero desovan en agua dulce. Con frecuencia una población queda restringida a la tierra; es decir, queda cercada o bien voluntariamente refrena su vuelta al océano y se constituye en población de agua dulce. Si la misma masa de agua vuelve a ser invadida por colonias de la población parental, el cruzamiento a veces no se verifica porque se han vuelto diferentes las estaciones de cría o los nichos ecológicos. Las formas trucha arco iris y cabeza de acero del *Salmo gairdneri* de la isla de Vancouver parecen deberse a esto (Neave, 1944), así como las formas kokanee y sockeye del salmón *Oncorhynchus nerka* de Columbia Británica (Ricker, 1938, 1940). Muchos miembros del género *Coregonus* se han hecho habitantes estrictos de agua dulce, aunque en último término proceden de antepasados anadromos. En muchos ríos y lagos de Europa, particularmente en la región alpina y en el norte de Europa, hay de cuatro a cinco especies de este género. No sólo son muy semejantes, sino tan plásticos frente a las condiciones ambientales, que es difícil definir sus diferencias reales. Por lo menos el número de los huesos faríngeos parece afectarse por los cambios ambientales (Svärdson, 1949a, 1950, 1952). Cuando existe más de una especie en un lago, suele haber una clara diferencia de ecología. Una especie puede ser pelágica de superficie, una segunda pelágica profunda, una tercera vivir en el fondo en agua somera y una cuarta vivir en el fondo de la profundidad del lago. En algunos lagos se encuentran individuos intermedios para complicar las cosas. Éstos parecen ser híbridos entre dos especies (Dottrens, 1953) aunque la pequeña viabilidad de los híbridos suele impedir el desarrollo de poblaciones híbridas (Svärdson, 1952). Se desconoce qué es lo que regula la hibridación, puesto que en muchos lagos no se encuentran híbridos (Dottrens y Quartier, 1949).

El "problema *Coregonus*" ha perdido mucho misterio con la demostración (Wagler, Svärdson, Berg y Dottrens) de que las "razas" *Coregonus*, a pesar de su plasticidad fenotípica, son especies perfectamente genuinas, que han resultado de diferentes invasiones y del consiguiente aislamiento. Las pruebas de esta conclusión se han resumido por Svärdson (1957). Reconoce cinco especies paleárticas de *Coregonus (Coregonus, sensu stricto)*, algunas de las cuales también se dan en Norteamérica. Algunas de ellas invadieron su actual zona de distribución al final del Pleistoceno o en el post-Pleistoceno, otras posteriormente. En ciertos lagos se ha producido considerable hibridación entre colonias primeras y posteriores. Dottrens (1959) ha llegado a conclusiones muy similares, pero cree que el *lavaretus* de Svärdson consta de dos especies *(lavaretus* y *wartmanni)*. Análoga situación se observa entre los peces del subgénero *Leucichthys* (arenques de lago) que tienen dos especies paleárticas y varias especies norteamericanas más (Walters, 1955; Svärdson, 1957). En el lago Winnipeg coexisten cuatro especies muy similares que difieren en la curva de crecimiento, tamaño final y susceptibilidad para el parasitismo (Keleher, 1952). El origen de especies gemelas en los peces de los géneros *Myoxocephalus*, *Osmerus*, *Clupea*, *Coregonus*, y *Gasterosteus* ha sido analizado por Svärdson (1961) (Tabla XV-3).

Insectos

Las especies gemelas parecen especialmente frecuentes entre los insectos. Su descubrimiento ha sido relativamente lento ya que en la mayoría de las familias, incluso de los insectos más notorios, quedan muchas especies por descubrir. En conjunto, las especies gemelas sólo se han descubierto cuando el grupo respectivo tiene importancia económica o médica.

Lepidoptera. Las especies gemelas son especialmente frecuentes en el orden Lepidoptera. Heydemann (1943) dio una lista de 40 parejas de especies gemelas europeas y ha dado más casos en una publicación ulterior (1944). Incluso en la fauna de mariposas extraordinariamente estudiada del este de Norteamérica, se siguen descubriendo especies gemelas como en los géneros *Mitouga* (Rawson y Ziegler, 1950) y *Strymon* (Klots y Clench, 1952). Casi todas las polillas que infestan los almacenes de productos alimenticios, forman grupos de especies gemelas (Corbet, 1943) que suelen diferir en las preferencias alimenticias. Sólo dos de cuatro especies del complejo de la *Tinaea granella* infestan el grano y de ellas *T. granella* prefiere el trigo y *T. infinella* el centeno. En la familia Coleophoridae, hay muchos grupos de especies gemelas, en algunas de las cuales los genitales masculinos sirven para el diagnóstico y en otras no (McDunnough, 1946). Especies gemelas de *Solenobia* procedentes de Suiza se describieron por Sauter (1956) y Galliker (1958); su aislamiento en la reproducción fue estudiado por Seiler y Puchta (1956). Un caso muy bien analizado es el de dos larvas del género *Choristoneura* (Tortricidae) que viven una (*fumicerana*), sobre las yemas del abeto y la otra (*pinus*) sobre las del pino *Pinus banksiana*. Las dos especies, aunque sumamente semejantes, difieren no sólo en la planta de cuyas yemas se alimentan, sino también en el tamaño medio, en el color, en la extensión de las alas, en el dibujo de éstas, en los genitales masculinos y en la estación de vuelo (Freeman y col., 1953: 121-1951). La mayoría de las especies gemelas de Lepidoptera se han descubierto por diferencias en las plantas de que prefieren alimentarse y por diferencias morfológicas en las armaduras genitales masculinas. Suelen encontrarse otros caracteres en cuanto las "razas de huésped" se reconocen como especies diferentes.

Diptera. Las especies gemelas están muy difundidas entre los Diptera y en conjunto bien estudiadas, a causa de que muchas de las especies

tienen importancia médica (*Anopheles, Aedes, Simulium*), genéticamente (*Drosophila*) o citológicamente (*Sciara, Chironomus*). Ya se han considerado las especies gemelas en *Drosophila* y en el complejo *Anopheles maculipennis*. Se han descrito otros numerosos grupos de especies gemelas en los Culicidae (Bates, 1949). El complejo norteamericano *Anopheles maculipennis* consta de cuatro especies (Aitken, 1945; Kaitzmiller, 1959). La "especie" oriental *A. hyrcanus* es de hecho un complejo de, por lo menos, ocho especies gemelas (Reid, 1953). *Anopheles punctulatus* y el temido *A. gambiae* (con *melas*) son otros grupos de especies gemelas. Hay también varios grupos en el género *Aedes* como el complejo *Aedes scutellaris* (Marks, 1954).

Las formas del complejo *Culex pipiens* indican que no todas las "razas biológicas" de los Culicidae son necesariamente especies gemelas. En un tiempo se clasificaron en tres especies: *pipiens*, rural de clima frío; *molestus*, mediterránea o urbana; y *fatigans* (= *quinquefasciatus*) subtropical. Los caracteres fisiológicos adscritos a las tres especies son los siguientes: A) *pipiens:* 1) pone huevos sólo después de tomar sangre, 2) requiere grandes espacios para la cópula, 3) tiene un período de inactividad en invierno, 4) se alimenta casi totalmente de aves y anfibios, no de mamíferos, 5) está confinada a los habitat rurales; B) *molestus* y *fatigans*: 1) frecuentemente ponen huevos sin haber tomado sangre (autogenia), 2) son capaces de copular en espacios reducidos (estenogamia), 3) tienen actividad reproductora todo el año, 4) se alimentan principalmente de mamíferos, 5) con frecuencia se encuentran en ambientes urbanos. Desgraciadamente, este diagnóstico sencillo, diagramático, no siempre resulta cierto. Son frecuentes estirpes con combinaciones de propiedades tales como $B_1A_2A_3B_4A_5$ o $B_1A_2B_3A_4B_5$, aunque todos los A_1 parecen también ser A_2. La opinión de que son especies ha perdido crédito por la frecuencia de crías mixtas (por ejemplo de A_1B_1) producidas por hembras únicas, fecundadas, tomadas de la vida salvaje (para detalles véase a Mattingly y col., 1951, 1953; Kitzmiller, 1953). Esta variación no se ha entendido por completo, pero puede adelantarse un intento de explicación. Hay razones para creer que cada una de las formas de *C. pipiens* fue originalmente una raza geográfica polimorfa. Incluso actualmente, *fatigans* y *pipiens* son en gran parte alopátridas y se fusionan en su zona de contacto formando tipos intermedios ("*pallens*", "*comitatus*"). Estas razas tienen características muy ecotípicas, anautogenia e hibernación, por lo que se desarrollan especialmente en poblaciones con clima frío. Como se ha señalado por varios autores, la mayoría de las poblaciones son sumamente polimorfas, pero hacia el norte disminuye verticalmente el porcentaje de hembras autógenas. Dos factores principales complican la investigación del problema *Culex*. Uno es que se establecen nuevas colonias, mediante transporte humano, por mosquitos procedentes de zonas muy distantes. Por ejemplo, poco después de la primera entrada en gran escala de tropas americanas en Australia, hacia 1942, se descubrió allí *molestus*, al lado del nativo *fatigans*. En aquel momento estaban los dos separados por una discontinuidad morfológica clara. A los 10 años la solución de continuidad entre las dos formas se había colmado por hibridación (Drummond, 1951). Parece que muchos de los caracteres supuestamente morfológicos de los tipos fisiológicos de *Culex* son, de hecho, caracteres morfológicos incidentales de poblaciones locales, que en modo alguno se correlacionan necesariamente con la estenogamia o la autogenia. El *pipiens* rural de clima frío parece menos sujeto a transporte humano y esto ha permitido la evolución de muchas diferencias entre los *pipiens* europeo y norteamericano. También ha permitido la evolución de una raza australiana endémica. Las costumbres sedentarias del *Culex* no doméstico se han traducido en la formación de razas geográficas relativamente uniformes y bien definidas, mientras que la mezcla, mediante transporte humano de las formas domésticas, explica en parte que estas formas sean tan polimorfas.

La segunda complicación es más perturbadora. En *pipiens* Laven (1953, 1959) encontró factores citoplásmicos que producen barreras de esterilidad entre ciertas razas locales. Se ha encontrado hasta ahora cinco grupos de estirpes: uno en Europa occidental (Londres, París y otros lugares), uno en el norte de Alemania, uno en el sur de Alemania y dos en la zona mediterránea (Fig. III-1). Los dos primeros grupos de estirpes son estériles cuando se cruzan de los dos modos y los embriones mueren. Los machos de la estirpe de Alemania meridional se cruzan con fecundidad normal con hembras de las otras dos estirpes europeas. Sin embargo, los cruzamientos recíprocos son estériles (excepto una fracción del 1 por ciento). Las estirpes americanas *pipiens* y *fatigans* son totalmente fecundas con la estirpe del norte de Alemania, pero más o menos estériles con las otras. El modo de heredarse indica la presencia de un factor citoplásmico.

Estos grupos de estirpes corresponden con la definición de especies gemelas; sin embargo, hay una duda seria de si será legítimo considerar "especies" a estirpes alopátridas que pueden diferir por un solo factor genético. Con *pipiens* y *fatigans* comportándose como subespecies, y con *molestus* y *pipiens* como subespecies o polimorfos, parecería paradójico considerar a *pipiens* mismo como un complejo de especies gemelas. Sin duda, ulterior investigación aclarará el problema, pero hasta el momento el complejo *Culex pipiens* se interpreta mejor como una sola especie politípica con muchas razas geográficas, ecológicamente polimorfas, algunas de las cuales han adquirido mecanismos de aislamiento imperfectos. Por la naturaleza de estos mecanismos, no pueden coexistir con éxito permanentemente dos de tales estirpes. Barreras de esterilidad citoplásmica entre razas geográficas también existen en *Aedes* y en otros culícidos. (Véase también Capítulo XV.)

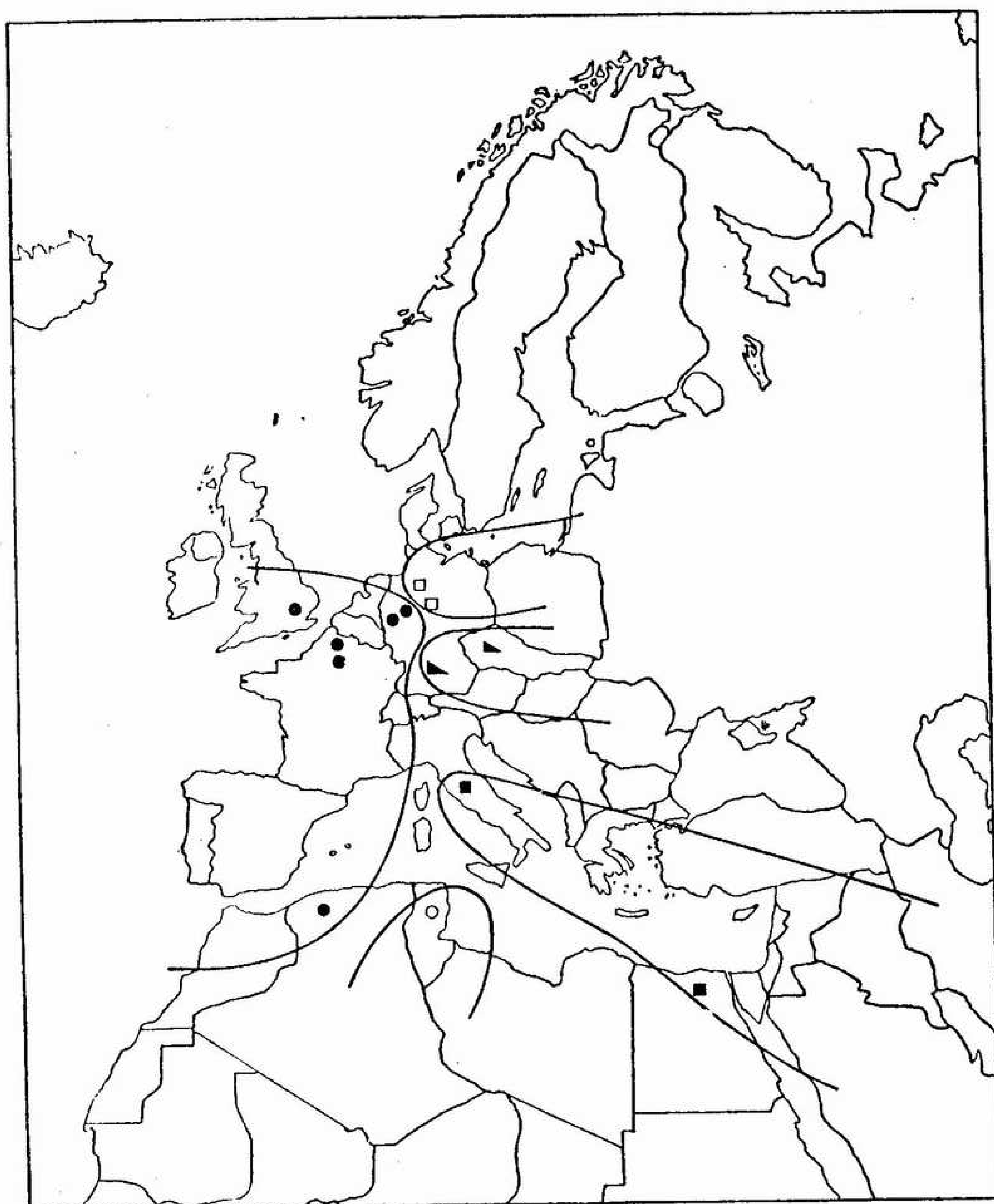


FIG. III-1. Sustitución estrictamente geográfica de cinco razas citoplásmicas de *Culex pipiens* en Europa. (Según Laven, 1959.)

La clasificación de las numerosas especies gemelas del género *Chironomus* se está esclareciendo gradualmente con el estudio morfológico y ecológico y, en particular, por un análisis de los cromosomas salivares (Strenzke, 1959, 1960, con literatura). Según los datos disponibles, cabe poca duda de que *C. tentans* y *pallidivittatus* así como *C. thummi* y *piger*, sean especies estrictas.

Coleópteros. En cada familia de coleópteros se conocen grupos de especies gemelas pero son especialmente frecuentes en Curculionidae, Chrysomelidae (Brown, 1958) y Lamellicornia. Brown (1945) describió un interesante grupo de unas 25 especies de coleópteros de hojas del género *Calligrapha* (Chrysomelidae), muchas de las cuales pueden distinguirse por caracteres morfológicos. Ensayos de alimentación y de cría y el estudio de los coleópteros en la naturaleza indican que se trata de especies genuinas. El análisis se dificulta por el hecho de que algunas de estas "especies" son partenogénicas (al menos en cinco "especies" no se conocen machos). El género *Chrysomela* es también rico en especies gemelas (Brown, 1956). El gorgojo "*Calandra oryzae* L." de hecho consta de una especie de gran tamaño que infesta el maíz y de una especie pequeña que infesta el trigo. No se cruzan entre sí (Birch, 1954).

Orthoptera. Las especies gemelas son muy frecuentes entre los ortópteros. En una serie de comunicaciones, Fulton (1931, 1933, 1937) observó que tres especies de grillos, confundidas bajo el nombre de *Nemobius fasciatus*, difieren no sólo en sus preferencias de habitat y en el canto, sino también en una serie de caracteres morfológicos secundarios. Así lo confirmó plenamente Cantrall (1943), y no hay duda de que *fasciatus*, *tinnulus* y *allardi* son especies gemelas (Alexander y Thomas, 1959). En vista de las notorias diferencias en sus cantos, no es raro que se observen diferencias en las limas sonoras de los machos (Tabla III-3). *Nemobius fasciatus* no puede cruzarse, mientras que *allardi* y *tinnulus* producen híbridos fecundos con un canto característico. La ausencia de este canto donde los habitats de las dos especies se superponen, indica que ellas no se cruzan en estado natural. Las diferencias de canto entre especies gemelas del grupo *Nemobius carolinus* se han descrito por Alexander (1957b).

Fulton (1925) encontró dos "razas" de *Oecanthus fultoni* en Oregón, una de las cuales ("raza A") coincide en lo esencial con *niveus* del este de Norteamérica en canto y en su costumbre de poner un solo huevo sobre la corteza de un árbol, mientras que la otra ("raza B", *O. rileyi*) tiene un canto mucho más lento (90 chirridos por minuto a 21°C frente a 160 chirridos en la otra raza) y pone sus huevos en filas sobre ramitas de escaramujos y zarzamoras. Morfológicamente no se distinguen las dos formas, pero, aunque A no difiere en realidad de *niveus* oriental, en muchos aspectos, B concuerda más estrictamente con otra especie oriental *O. nigricornis*, aunque las dos difieren en su morfología. Sería interesante saber más de los cantos y costumbres de puesta de la denominada *O. niveus* de Cuba y Méjico. Sin embargo, no hay duda de que la raza B de Oregón es una especie gemela distinta. Lo mismo se impone en las "razas fisiológicas" de *Gryllus* y *Anaxipha*, descritas por Allard (1929).

Los grillos de campo, *Gryllus (Acheta)*, constituyen un grupo notoriamente difícil y aunque se han descrito 17 "especies" en Norteamérica, un

Tabla III-3. — *Diferencias morfológicas en las limas sonoras y en las características de canto observadas en el grupo de grillos* Nemobius fasciatus (según Pierce, 1948)

Medida	*N. allardi*	*N. fasciatus*	*N. tinnulus*
Promedio de dientes en la lima (ala derecha)	192 (165-220)	118 (101-126)	214 (196-218)
Longitud media de la lima (mm)	1,438 (1,32-1,50)	0,992 (0,81-1,12)	1,600 (1,5-1,74)
Duración del pulso (seg)	0,002	0,006-0,010	0,02
Número de golpes de diente por pulso	162 (84 %)	56 (47,5 %)	126 (58 %)
Frecuencias (ciclos/seg)	7500	7740	6300
Número de pulsos o chirridos por segundo	14-20 pulsos (los persistentes, 8)	4-12 pulsos por chirrido 1,4-5,0 chirridos por segundo	5-10 chirridos de un solo pulso por segundo
Naturaleza del canto	Series de pulsos separados y distintos	Serie de chirridos (o trenes de pulsos) discretos	Nota de tono alto, como de timbre

análisis morfológico detallado indujo a los mejores especialistas durante mucho tiempo a aceptar una sola especie. Sin embargo, hay diferentes tipos biológicos (Allard, 1929) y un análisis de los grillos de campo de la zona restringida de Carolina del Norte permitió a Fulton (1952) distinguir cuatro especies diferentes a las que tendió a dar nombres vernáculos: triller, woods cricket, mountain cricket y beach cricket (trinador, grillo del bosque, grillo de monte, grillo de costa). Difieren en el canto (en parte), en el ciclo anual (Fig. III-2), preferencia de habitat y en caracteres morfológicos secundarios. Que son verdaderas especies, ha sido confirmado por Alexander (1957) y Bigelow (1960). Tendría interés comparar su citología.

Hymenoptera. Las especies gemelas parecen frecuentes entre las abejas, avispas y otros grupos de himenópteros. Las hormigas son particularmente ricas en especies gemelas, lo que ha sido causa de mucha confusión y, en parte, de la peculiar nomenclatura polinómica que ha caracterizado durante mucho tiempo la taxonomía de las hormigas. La aplicación del concepto moderno de especie a las hormigas norteamericanas por Creighton (1950), condujo a una simplificación espectacular de esta literatura. Wilson (1955) ha descrito recientemente especies gemelas en el género *Lasius* y lo mismo sucede en los géneros *Myrmica* (Brian y Brian, 1949) y *Camponotus* (Brown, 1950). La situación parece particularmente difícil en el género *Formica*.

Casos dispersos de especies gemelas se han registrado en muchos grupos de insectos, como en los pulgones y colembola (Gisin, 1947). Sin embargo, la clasificación rara vez ha madurado lo suficiente para permitir el análisis cuantitativo de la frecuencia de las especies gemelas. Kontkanen (1953) observó que, aproximadamente el 40 por ciento de las 292

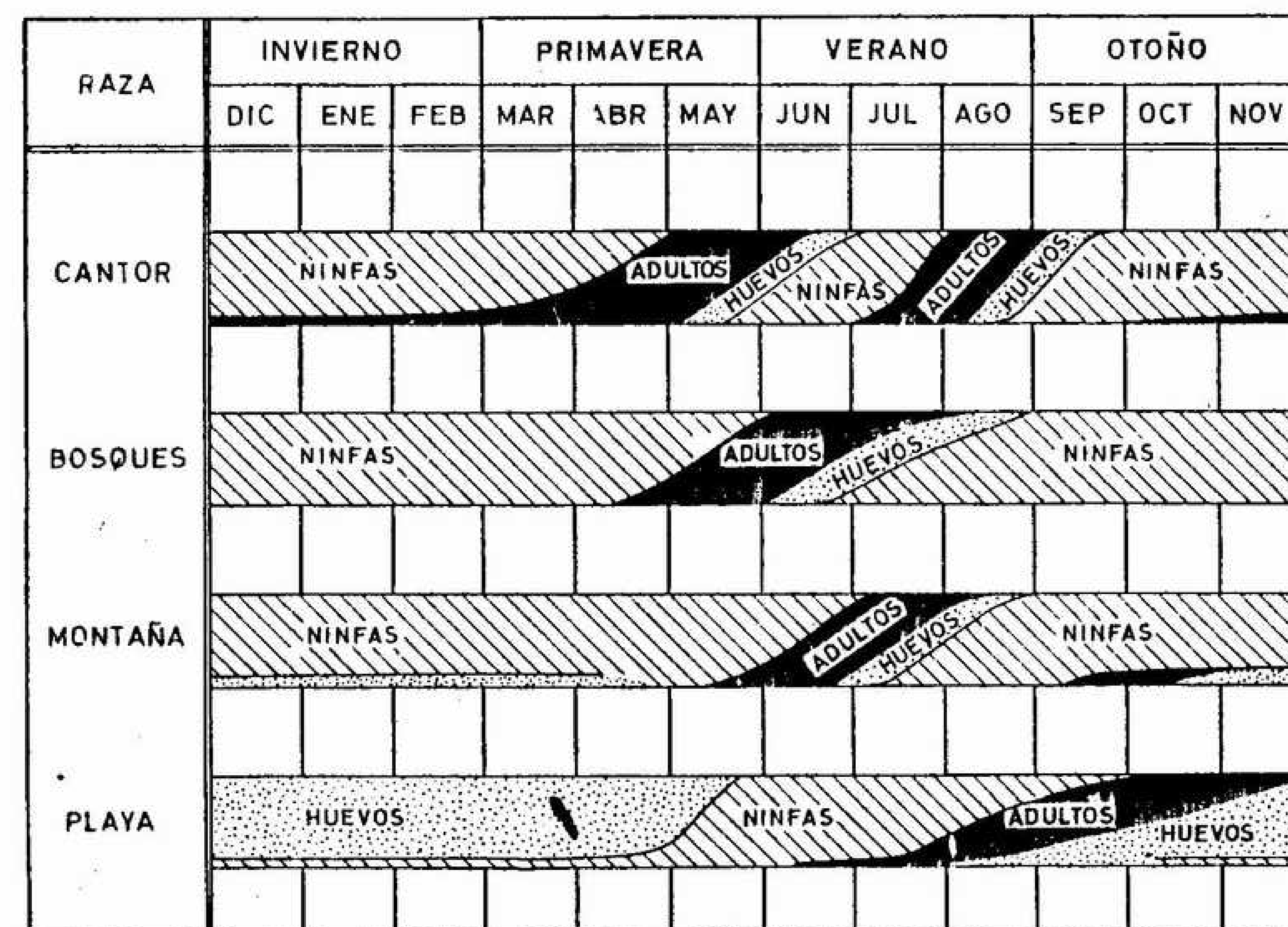


Fig. III-2. Ciclo anual de cuatro especies gemelas de grillos *(Gryllus)* en Carolina del Norte. Cada especie tiene su peculiar historia estacional. (Según Fulton, 1952.)

especies de cigarras (Homoptera) de Finlandia, son especies gemelas, de las que llegan a darse hasta 13 en un solo género. En algunos casos no se han encontrado hasta ahora diferencias ecológicas entre pares de especies gemelas simpátridas, como son *Criomorphus affinis* y *bicarinatus*, y *Calligypona flavcola* y *straminea*.

Otros artrópodos. Las especies gemelas son indudablemente frecuentes entre los aradores, pero su estudio apenas ha comenzado. Existen tres aradores muy semejantes sobre la abeja, de los cuales uno *Acarapis woodi* es patógeno. *Acarapis externus* vive en un pliegue central entre la cabeza y la propleura de la abeja, en la base del tentorio; *A. dorsalis* en un pliegue dorsal entre el mesoscuto y el mesoscutelo; y *A. woodi* en las tráqueas (Morgenthaler, 1934). La longitud tarsal y la distancia entre los estigmas ayudan a distinguir las tres especies. Especies gemelas se dan en muchos

géneros de arañas, por ejemplo en la araña venenosa denominada viuda negra (*Latrodectus;* Lévi, 1959).

Varios géneros de crustáceos se destacan por la existencia de complejos de especies gemelas. En el género *Gammarus* se ha descrito una serie de formas similares como "razas" o "subespecies", pero Kainne (1954) probó que son especies genuinas: *G. zaddachi*, *G. salinus* y *G. oceanicus*. Se conocen ya criterios morfológicos para todas estas especies, algunas de las cuales se descubrieron por sus preferencias para habitats de diferente salinidad. Una situación similar se da en el género *Jaera* de isópodos; Forsman (1949) y Bocquet (1953) han mostrado que existe cierto número de especies gemelas cada una caracterizada ecológica y cromosómicamente (Staiger y Bocquet, 1954). Recientemente se ha descrito una especie gemela en el género de copépodos *Calanus* (Bowman, 1955). En los crustáceos de agua dulce, la situación, con frecuencia, es más compleja. En *Daphnia* se ha discutido mucho el número de especies en Norteamérica; hay tasaciones que las reducen a cuatro, con numerosas "subespecies" y variedades. Brooks (1957), encuentra no menos de 13 especies que pueden distinguirse claramente, pero la variación no genética (ciclomorfosis, etc.) y la hibridación circunstancial pueden hacer difícil la delimitación.

Otros invertebrados

En los moluscos, análogamente, son frecuentes las especies gemelas y se han señalado algunas en casi todas las revisiones importantes. La dificultad de apreciarlas aumenta por la gran variación individual que se da en muchos géneros. Las variantes intraespecíficas difieren, con frecuencia, más que especies separadas. Se observan especies muy semejantes en los caracoles terrestres, en las babosas (donde a veces se descubren del mejor modo por diferencias en las pautas de galanteo), en los caracoles de agua dulce y en moluscos marinos. Se reconocen habitualmente en Europa cuatro especies gemelas de lepas en el género *Patella*, y hoy que se comprenden las diferencias, las especies parecen bien definidas en la mayoría de las localidades. Sin embargo, en Francia e Inglaterra se han encontrado ejemplares intermedios, muchos de los cuales pueden ser híbridos, aunque se ha negado esta posibilidad (Evans, 1953). Las especies gemelas de *Lymnaea* se han recogido en una excelente monografía (Hubendick, 1951); en otros géneros (por ejemplo, *Pisidium*) no se ha efectuado aún un análisis completo.

En vista de la relativa frecuencia de especies gemelas en organismos tan complejos morfológicamente como son los dípteros, himenópteros, coleópteros, lepidópteros y crustáceos, cabría esperar una frecuencia incluso mayor en los invertebrados inferiores de morfología externa sencilla. Sin embargo, la dificultad de descubrir especies gemelas aumenta en estos grupos. Así sucede, en particular, con los nemertinos, tuberlarios y nemátodos, en los que la mayoría de los caracteres taxonómicos son internos. Sin embargo, incluso en estos grupos, un estudio detallado de las características ecológicas y fisiológicas ha permitido descubrir complejos de especies gemelas que antes se pasaban por alto. Una vez reconocidas, con frecuencia se observa que tales especies gemelas están bien definidas morfológicamente. Por ejemplo, el nemertino *Lineus ruber* se creía que era una sola especie con dos "variedades" y se descubrió que consta de cuatro especies gemelas que difieren en el color, tamaño, proporciones, tamaño y posición de los ojos y color de los ganglios cerebrales. Algunas especies pueden contraerse mientras que otras se enrollan formando un haz; dos especies se reproducen sexualmente, las otras asexualmente; la formación de gametos y el desarrollo larvario son específicos de especie. Las especies asexuales se regeneran muy bien, pero no las sexuales (Gontcharoff, 1951). El género de nemátodos *Rhabditis* parece rico en especies gemelas, pero el laborioso análisis de Osche (1952) indica que hay más diferencias morfológicas de lo que antes se sospechaba.

Los invertebrados marinos sésiles se cree que están sometidos a mucha variación no genética, que depende de las condiciones locales del agua. En el género de corales *Millepora*, hay individuos finamente ramificados y con el pedúnculo grueso que crecen juntos en la zona de marejada y en aguas tranquilas. Sin embargo, Boschma (1948) mostró que el género contiene diez especies en vez de la única variable que admitían algunos autores recientes. La taxonomía de la mayoría de los invertebrados inferiores es, en conjunto, demasiado inestable y está demasiado desprovista de interés médico y genético, para permitir la determinación de la frecuencia de especies gemelas. Sin embargo, se han encontrado especies gemelas entre las esponjas (Lévi, 1956; Tabla III-4).

Cuanto más sencillo morfológicamente sea un grupo de organismos, tanto más difícil debería ser distinguir especies. Basándose en esta consideración, cabría esperar que el máximo número de especies gemelas se dé entre los protozoos morfológicamente sencillos. Se descubrieron en primer lugar por Sonneborn (1938), en *Paramecium aurelia* y por Jennings (1938) en *P. bursaria*. Aunque suelen registrarse como "variedades", están aislados en la reproducción y corresponden a las especies de organismos superiores, como ha demostrado el análisis de Sonneborn (1957). Tales especies gemelas se han encontrado en otras especies de *Paramecium* y *Euplotes*. El descubrimiento de especies gemelas en la clase Protozoa se consigue principalmente por experimentación (véase, no obstante, Hairston, 1958). En el grupo de especies más estudiado, *P. aurelia*, se han reconocido no menos de 16 "variedades", algunas de las cuales bastante locales. Este número pudiera subir sustancialmente, si se ensayara un suficiente número de poblaciones locales de todas las zonas del globo. Análoga-

TABLA III-4. *Algunas diferencias entre dos especies gemelas de esponjas,* Halisarca (según Lévi 1956)

Carácter que se compara	*H. dujardini*	*H. metschnikovi*
Estructuras de las células esféricas	Como rosetas	Globular
Período de reproducción	Junio-septiembre o después	Abril a junio
Zona ecológica	Agua media y profunda, adheridas a guijas y rocas	Aguas someras en estuarios, adheridas a las bases de algas marinas
Espermatogénesis	Simultánea	Sucesiva
Espermatozoo	Aberrante, discoidal	Normal
Oocito	Pequeño, multinucleolado	Grande, sencillo
Células grandes del polo posterior de la larva	Siempre con flagelos	Desnudas
Ragón	Sin pliegues, asconoide	Con pliegues, siconoide

mente, se conocen 16 "variedades" de *P. caudatum* y cinco de *P. bursaria* (Sonneborn, 1957).

Aún más difícil es determinar especies gemelas en protozoos parásitos y parcialmente asexuales. En muchos de ellos se conocen las denominadas razas biológicas (Hoare, 1943), pero no se sabe hasta qué grado constituyen especies reproductivamente aisladas. Tropezamos, en parte, con el eterno problema de definir especies en organismos asexuales (Sonneborn, 1957) y, en parte, con la imposibilidad de ensayar la capacidad de cruzarse "estirpes" que no pueden crecer en medios artificiales. La frecuencia de especies gemelas en estos organismos parece sumamente probable, según muchos datos indirectos.

EL DESCUBRIMIENTO DE ESPECIES GEMELAS

Por su semejanza morfológica superficial, las especies gemelas normalmente se descubren por diversas diferencias de costumbres, ecológicas o fisiológicas. Algunos ejemplos de los atributos biológicos que distinguen las especies gemelas y que pueden ayudar a su descubrimiento, se registran en los párrafos siguientes. Otros se han mencionado en el apartado anterior.

Diferencias biométricas. Aunque pueden faltar diferencias estructurales cualitativas entre especies gemelas, a veces pueden distinguirse por

estudios biométricos. Por ejemplo, así se ha hecho con *Drosophila pseudoobscura* y *persimilis* (Reed y Reed, 1948) y para los peces *Etheostoma nigrum* y *olmstedi* (Stone, 1947). Tal análisis no ha de basarse necesariamente en caracteres métricos, sino que puede implicar todo tipo de análisis de caracteres múltiples, como demostró Petersen (1947b) en mariposas del género *Boloria* o Lorkowic (1942) en mariposas licaenidas del género *Everes.*

Ensayos de cría. En muchos casos se han descubierto especies gemelas al cruzar estirpes en el laboratorio. Patterson y Stone (1952) han dado cuenta detallada de ello en *Drosophila.* Brindan otros ejemplos el escarabajo del grano *Calandra oryzae* (Birch, 1954) y las especies gemelas de *Paramecium* (Sonneborn, 1957). El cruzamiento es particularmente importante cuando las especies gemelas no son simpátridas. Moore (1954), al cruzar ranas del género *Crinia* del este y del oeste de Australia (previamente clasificadas como *C. signifera* y morfológicamente indistinguibles), encontró que estos cruzamientos eran estériles. La población australiana occidental era de hecho una especie gemela, *C. insignifera.* Tales ensayos de cruzamiento constituyen el único modo de demostrar la existencia de especies gemelas alopátridas.

Costumbres. La estructura del nido ayuda a establecer especies en salanganas (*Collocalia*) en los termes (Desneux, 1948; Emerson, 1956), en las hormigas (Gösswald, 1941) y en ciertas avispas. En la avispa *Polistes fuscatus,* se admitían tradicionalmente "18 variedades" que difieren en la pauta de color, pero no en estructura. Rau (1942) observó que cerca de Kirkwood, Missouri, tres de las presuntas "variedades" diferían en muchos atributos biológicos (Tabla III-5). No se cruzan; de hecho existe una hostilidad activa entre ellas. Rau (1946) saca esta conclusión: "por mi parte gustosamente considero *pallipes* (= *metricus*) y *variatus* como dos especies distintas", y *rubiginosus* es la tercera. Las tres formas hoy se consideran por todos como especies genuinas.

En el estudio de la conducta de las avispas depredadoras, Adriaanse (1947) observó que los individuos de *Ammophila "campestris"* se clasifican en dos grupos distintos. De 69 individuos observados, 11 se ajustaban a la pauta *campestris* de la literatura y 58 tenían una pauta no descrita hasta entonces. Las diferencias de conducta entre los dos grupos se recogen en la Tabla III-6. Un especialista confirmó que ejemplares del nuevo tipo de avispas constituían una especie distinta (*adriaansei* Wilke = *pubescens* Curtis).

Las dos especies de abejas *Trigona braunsi* y *T. araujoi* se reconocieron como distintas sólo por diferencias biológicas. *T. braunsi* tiene las celdillas de cría apiñadas y no en capas verticales; defiende su colmena derramando miel en la entrada y no combatiendo; y sus nidos suelen ser

TABLA III-5. *Características de tres especies gemelas del grupo* Polistes fuscatus (según Rau 1942, 1946)

Carácter	*P. metricus*	*P. variatus*	*P. rubiginosus*
Color	Cuerpo pardo-negro sombrío	Bandas amarillas o pardas	Rojo ladrillo brillante sólido
Nido	Partes bien iluminadas de construcciones humanas o en vegetación densa	En cavidades del suelo, como viejas madrigueras de ratones	En oscuridad total, en árboles huecos o entre muros de edificios, bajo el tejado
Funda la colonia	Una reina	Una reina	Muchas reinas
Tamaño medio de la colonia al fin del verano	70-85 celdillas	120-140 celdillas	Más de 140
Hibernación	En grietas de edificios	En grietas de edificios	En cavidades
Guardas a la entrada del nido	No hay	No hay	Hay, también ventilan el nido

saqueados por *Lestrimelitta cubiceps,* especie a la que *T. araujoi* es relativamente inmune (Portugal-Araujo y Kerr, 1959).

Un estudio de los relámpagos emitidos por las luciérnagas del este de Norteamérica hecho por Barber (1951), descubre 18 especies de *Photuris* en lugar de las tradicionales dos o tres especies. Una vez reconocidas, se observó que estas especies no sólo difieren en la frecuencia, pauta y color (amarillo, verde o rojizo) de sus emisiones de luz, sino también en la estación de reproducción, en el habitat que prefieren y en pequeñas diferencias de color. Aunque no se aprecian diferencias en los genitales masculinos, es casi indudable que se trata de verdaderas especies (Fig. III-3).

TABLA III-6. *Diferencias de conducta entre* Ammophila campestris *y* pubescens (según Adriaanse, 1947)

Carácter etológico	*A. campestris*	*A. pubescens*
Procedencia del material de relleno del nido	Una cantera	Traído por el viento
Elección de alimento	Moscas portasierras	Orugas
Orden entre la puesta y el aprovisionamiento	Primero pone el huevo, luego caza	Primero caza, luego pone el huevo
Estación de cría	Antes, termina en agosto	Después, hasta mediados de septiembre

Un estudio de las pautas de galanteo permitió a Gerhardt (1939) distinguir entre especies y variantes de color entre las babosas.

Las estaciones de cría con frecuencia difieren en las especies gemelas, como sucede en la rana *Leptodactylus* (Cei, 1949a), *Coregonus* (Svärdson, 1957), *Gryllus* (Fulton, 1952), *Photuris* (Barber, 1951), en la polilla *Choristoneura* (Smith, 1953), y en la esponja *Halisarca* (Lévi, 1956) para mencionar sólo unas cuantas.

Vocalización. Desde el comienzo mismo de la historia natural se han utilizado las diferencias de canto y de notas de llamada para distinguir especies similares morfológicamente. De este modo Gilbert White, el vicario de Selborne, diferenció el mosquitero común (*Phylloscopus collybita*) y el mosquitero de los sauces (*P. trochilus*) como especies distintas 30 años antes de la descripción formal hecha por Vieillot. Las diferencias de voz han permitido descubrir especies gemelas en los saltamontes (Faber, 1929) y en los grillos (Fulton, 1925, 1937, 1952). A veces el hecho permite una rápida identificación en el campo, incluso en mamíferos como en las ardillas del género *Eutamias* (Miller, 1944a). Los recientes perfeccionamientos de los instrumentos electrónicos para registrar sonidos, han permitido ampliar rápidamente este campo. Con las nuevas técnicas, ha avanzado la discriminación de especies en los géneros de aves *Sturnella* (Lanyon, 1957), *Empidonax* (Stein, 1958) y *Myiarchus* (Lanyon, 1960) así como en los géneros de anfibios *Hyla* (Johnson, 1959), *Crinia* (Littlejohn, 1959), *Bufo* (Bogert, 1960) y *Acris* (Blair, 1958) y en los géneros de ortópteros *Nemobius* (Alexander, 1957b) y *Gryllus* (Alexander, 1957a) y el ortóptero *Magicicada* (Alexander y Moore, 1962).

Preferencias de huésped. Las especies gemelas que se alimentan de plantas o que son parásitas, con frecuencia se descubren por que difieren en la especificidad de huésped. Entre los insectos así se observa particularmente con las polillas, escarabajos y cigarras. Se han encontrado especies gemelas incluso en mariposas muy estudiadas, al comparar individuos tomados de diferentes plantas huésped (véase en el Capítulo XV, en razas biológicas).

Patogenicidad. La primera indicación de que *Anopheles maculipennis* es un complejo de especies gemelas, se dedujo de la distribución en manchas de los casos de malaria en zonas que se suponían ocupadas por esta especie. La misma clave ha servido para examinar numerosos grupos de especies tropicales de *Anopheles* y describir muchas especies gemelas. En el grupo de Malaya, que se suponía bien conocido, el número de especies de Anopheles pasó de 30 en 1935 a unos 50 en 1960, debido al reconocimiento de especies gemelas.

Parásitos, comensales y simbiontos. Las especies gemelas con frecuencia difieren en el número o tipo de parásitos que padecen. Un par de especies gemelas de *Octopus* de California se distinguió, al observar que

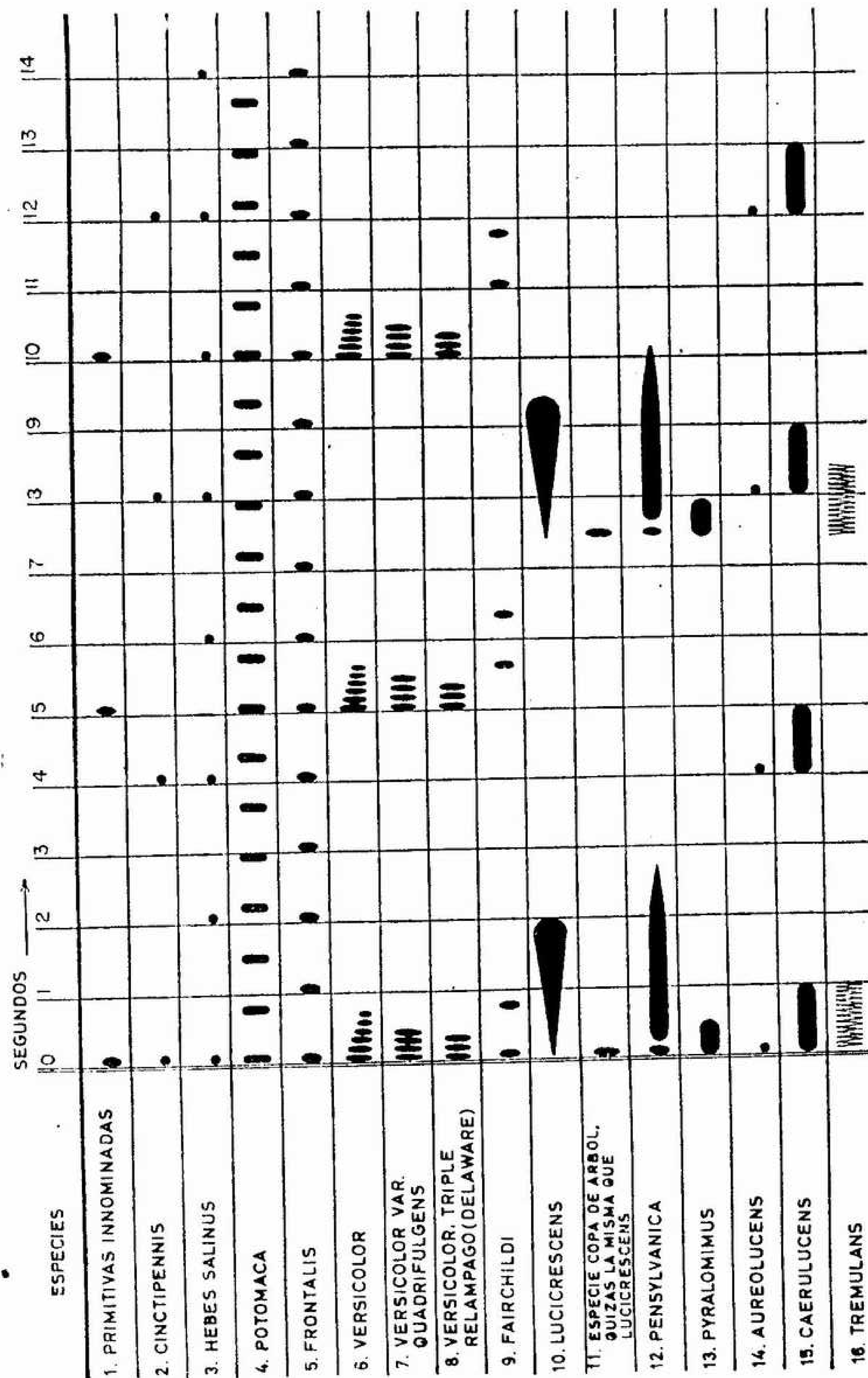


FIG. III-3. Pauta de los relámpagos de las luciérnagas norteamericanas (*Photuris*). La escala de tiempo da la frecuencia y duración habituales de los relámpagos. La altura y longitud de las marcas indican la intensidad y pauta de los relámpagos. (Según Barber, 1951.)

unos pulpos estaban parasitados por el mesozoario *Dicyemennea abelis* y otros por *D. californica* (Pickford y McConnaughey, 1949). Los *Octopus* parasitados por *D. abelis* viven en aguas profundas sobre fondos rocosos y sus huevos son diminutos (1,8 a 4 mm de longitud) con pedúnculos largos adheridos en orlas. En el adulto los brazos son relativamente más largos, las ventosas mayores y los brazos hectocotilizados relativamente más cortos. Se denominaron *Octopus bimaculatus.* Los individuos parasitados por *D. californica* viven en aguas más someras donde las rocas se apoyan sobre un fondo blando y ponen huevos mayores (9,5 a 17,5 mm) con pedúnculos más cortos, adheridos en pequeñas piñas. Esta especie recibió el nombre de *O. bimaculoides.* Los machos de una especie no se cruzan con las hembras de la otra.

Emerson (1935) descubrió un par de especies gemelas de termes *(Nasutitermes)* por diferencias en la fauna de escarabajos estafilínidos de sus nidos. La especie de turbelario *Polycelis tenuis* se descubrió en Inglaterra por Reynoldson (1948) al observar que algunos *Polycelis* tenían un promedio de 22 individuos del perítrico *Urceolaria mitra* sobre su superficie, mientras otros *(P. nigra)* sólo soportaban por término medio 0,7 individuos. Sin embargo, los perítricos de los diversos huéspedes no diferían entre sí (Reynoldson, 1956). Las diferencias entre las especies gemelas respecto a su susceptibilidad para los parásitos también se ha señalado entre peces (Kaelcher, 1952), avispas (Bohart, 1942) y para los homópteros (Lal, 1934; Maramorosch, 1958).

Citología. Un estudio de las pautas de cromosomas ha permitido descubrir numerosas especies gemelas o, al menos, ha establecido diferencias entre troncos y estirpes que se sospechaba pertenecían a diferentes especies, por la dificultad de cruzarlas en el laboratorio. De los varios casos descritos en el género *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952; White, 1954), el mejor conocido es el de *D. pseudoobscura* y *persimilis* (Dobzhansky y Epling, 1944). El análisis citológico mostró que *Sciara "fenestralis"* consta de dos especies que difieren en las pautas de bandas de los cromosomas de las glándulas salivales, en la razón de sexos de la descendencia (la descendencia de una especie es unisexual, o todos machos o todos hembras) y, finalmente, en la imposibilidad de producir híbridos al cruzarlos (McCarthy, 1945). Un estudio de las pautas de bandas de los cromosomas de las glándulas salivales ha ayudado a vencer obstáculos en el género taxonómicamente difícil *Chironomus.* Lo mismo vale para las moscas negras (simúlidos). Los ejemplares se englobaban como *Prosimulium hirtipes* y se descubrió por el análisis citológico que incluyen dos especies gemelas (Rothfels, 1956), que difieren en la ordenación de los genes del brazo largo del tercer cromosoma. Al parecer, hay muchas de tales especies gemelas en los Simuliidae (Syme y Davis, 1958; Dumbar, 1959).

Una comparación de los cromosomas del escarabajo bupréstido *Agrilus*

anxius, procedente del abedul y del álamo (Smith, 1949), mostró la existencia de dos especies gemelas. El perforador del abedul tiene 22 cromosomas mientras que el del álamo ha perdido el cromosoma original Y y el cromosoma X se ha fusionado con un autosoma, con lo que presenta el número nuevo de cromosomas de 20. Un ulterior análisis taxonómico mostró que la especie del abedul tiende a tener más reflejos cobreados en el pronoto y en la cabeza y lóbulos laterales más anchos en los genitales masculinos que la especie del álamo. La especie del álamo surge de 6 a 16 días antes que la del abedul. No hay pruebas de que se produzcan híbridos en la naturaleza (Barter y Brown, 1949).

El análisis citológico descubrió una especie antes desconocida de saltamontes muy semejante a *Austroicetes pusillus* (White y Key, 1957) y varias especies gemelas de mamíferos (Matthey, 1959). Buenas diferencias cromosómicas entre especies gemelas existen en cierto número de géneros de crustáceos como *Cyclops* (Harding, 1950) y *Jaera* (Staiger y Bocquet, 1954). Se trata sólo de unos cuantos ejemplos seleccionados de diferencias cromosómicas notorias entre especies que morfológicamente son muy similares.

Análisis bioquímico. Es de esperar que los métodos bioquímicos sensibles, como la electroforesis, la cromatografía, y otros métodos de análisis de proteínas, se empleen cada vez más para confirmar diferencias de especies que se sospeche. Eichhorn (1958) pudo confirmar mediante cromatografía en papel, las diferencias entre 3 especies de afídidos que previamente se habían descubierto por análisis biométrico.

Tipos especiales de especies gemelas

En tanto que la mayoría de las especies gemelas no difieren de otras especies sino en lo ligero de sus diferencias morfológicas, hay algunas excepciones. Por ejemplo, los autopoliploides, no raros en las plantas, con frecuencia se distinguen difícilmente de sus antepasados diploides. Sin embargo, en los casos en que no hay recruzamientos con los diploides, o cuando el recruzamiento produce triploides no viables, el hecho establece sin duda acervos de genes independientes y, por consiguiente, especies distintas biológica y genéticamente hablando. Aún no se ha decidido si se produce o no autopoliploides en animales que se reproducen sexualmente (Capítulo XV).

Otra clase especial es la de las "especies partenogenéticas" que se producen en muchos insectos e invertebrados inferiores. Entre las especies gemelas de escarabajos crisomélidos descritas por Brown (1945), se sabe que muchas sólo se conocen en el sexo femenino y al parecer se reproducen por partenogénesis estricta. Lo mismo puede decirse de los gorgojos

de franja blanca (Buchanan, 1947) de las polillas psíquidas del género *Solenobia* (Sauter, 1956) y de los isópodos del género *Trichoniscus* (Vandel, 1940). Algunas de las "razas biológicas" de *Trichogramma minutum* parecen también ser, al menos en parte, partenogenéticas y reproducirse aisladamente unas de otras (Harland y Atteck, 1933). Si estos casos deben considerarse clonas o especies gemelas, depende de los criterios adoptados para "especies" en los organismos asexuales (Capítulo XV). Los animales partenogenéticos tienden a desarrollar poliploidia y a sumar otro nivel de complejidad. Las "razas" poliploides de gorgojos (Suomalainen, 1950) y de *Solenobia* (Seiler, 1961) son casos bien analizados; otros se dan en *Trichoniscus* y otros géneros estudiados por White, 1954. La mayoría de estos poliploides se reproducen aisladamente de la especie diploide parental, incluso en los casos en que no hay diferencias morfológicas visibles. Como decididamente no son "razas biológicas", lo mejor es considerarlas especies gemelas. Se sabe muy poco de la naturaleza cromosómica de los nemátodos que se reproducen partenogenéticamente para tomar una decisión definitiva de su rango taxonómico (Osche, 1954).

Quienes se adhieren a un concepto puramente morfológico de las especies suelen considerar las especies gemelas como "razas biológicas". La gran mayoría de las denominadas razas biológicas de la literatura (por ejemplo, Thorpe, 1930, 1940) se reconocen hoy como especies gemelas. En palabras de Thorpe hay formas "que con plena base biológica deberían clasificarse como especies distintas". Con la sustitución de la definición morfológica de especie por una definición genético-biológica, no hay ninguna razón para seguir considerando tales especies crípticas como "razas". Véase en el Capítulo XV una discusión detallada de las razas biológicas.

El significado de las especies gemelas

La especiación en las especies gemelas no difiere en nada de la especiación en otras especies. Fuera de contados casos de autopoliploidia y de partenogénesis (véase antes), la especiación geográfica es el proceso normal por el que se originan especies gemelas. Así se impone en los grupos mejor analizados taxonómicamente. Entre los anofeles, por ejemplo, son frecuentes las subespecies y muchas especies son todavía esencialmente alopátridas: *Anopheles atroparvus* y *labranchiae*, u *occidentalis*, *freeborni* y *aztecus* (Bates, 1949). Reid (1953) saca la conclusión de que el grupo *A. hyrcanus* de especies gemelas "parece conformarse a la pauta clásica de especiación por aislamiento geográfico". La mayoría de las formas distintas de este grupo se dan en las Islas Filipinas, que constituye la zona más aisladas de su ámbito. Patterson y Stone (1952) llegaron a la misma conclusión con respecto a la especiación de las especies gemelas de *Dro-*

sophila. Especies gemelas total o esencialmente alopátridas se dan en muchos géneros, lo que refuerza las pruebas de la especiación geográfica.

Una cuestión mucho más difícil es el significado evolutivo de las especies gemelas. ¿Por qué algunas especies íntimamente emparentadas son muy diferentes y otras no se distinguen en su morfología. En definitiva, las especies gemelas no son especies *in statu nascendi* que sólo han adquirido las propiedades "biológicas" de la especie pero todavía no las genéticas. Todas las pruebas de que disponemos indican que las especies gemelas muestran el mismo número de diferencias genéticas que otras especies íntimamente relacionadas.

Parece que las especies gemelas plantean un problema de genética del desarrollo. Trabajos recientes sobre este campo han aportado muchas pruebas (véase Capítulo X) de que recibe un premio selectivo el mantenimiento del fenotipo. Toda perturbación del proceso de desarrollo por mutación, se traducirá en una presión selectiva en favor de otros genes que restablezcan el desarrollo según los cauces normales, comprobados por el tiempo (Lerner, 1954; Waddington, 1956a).

Conclusiones respecto a las especies gemelas

1. No hay ninguna distinción acusada entre especies ordinarias y especies gemelas. Simplemente, las últimas se encuentran cerca del extremo de un amplio espectro de diferencias morfológicas progresivamente decrecientes entre especies. La existencia de poblaciones naturales con todos los atributos genéticos y biológicos de una verdadera especie pero con escasa o ninguna diferencia morfológica, descubre la vulnerabilidad del concepto de especie puramente morfológico.

2. Cuando se analizan a fondo las especies gemelas, suele descubrirse que difieren en una serie de pequeños caracteres morfológicos. Como las especies ordinarias, suelen diferir entre sí por soluciones de continuidad manifiestas.

3. Las especies gemelas, al parecer, abundan más en los tipos de animales en los que los sentidos químicos (olfato, etc.) están más desarrollados que el de la vista. Aunque no se distingan por el ojo humano, estas especies gemelas difieren evidentemente entre sí, como lo prueban experimentos de cruzamiento. Las especies gemelas son, al parecer, más raras en organismos que, como las aves, dependen principalmente de la visión en el reconocimiento de caracteres epigámicos.

4. No hay ningún indicio de que las especies gemelas surjan por un proceso de especiación distinto del que da lugar a las otras especies.

5. El grado de semejanza morfológica en las especies gemelas indica, no una semejanza genética, sino más bien una homeostasis de desarrollo.

Puede producirse una reconstrucción del genotipo, resultante en el aislamiento en la reproducción de dos especies, sin efecto visible sobre la morfología del fenotipo.

6. Los cambios evolutivos de la constitución genética parecen verificarse en grupos de especies gemelas, con igual velocidad que en grupos de especies muy distintas morfológicamente.

Capítulo IV

PROPIEDADES BIOLÓGICAS DE LA ESPECIE

Cuando se introdujo en biología el término "especie" designaba primariamente una unidad sistemático-morfológica o, aún peor, simplemente un binomio latino. Cuando se emprendió el estudio de las especies por los naturalistas de campo, por una parte, y por los biólogos de los laboratorios, por otra, resultó cada vez más claramente que la distinción morfológica de cada especie es una señal de la presencia de un sistema biológico distinto.

Caracteres de la especie biológica

La literatura taxonómica destaca "caracteres de especie". Así se designa en general a todo atributo de una especie que la diferencia de otras especies (y por ello tiene valor de "diagnóstico") y que es razonablemente constante (invariable), de modo que una especie puede reconocerse por uno de estos caracteres de inmediato. Los caracteres morfológicos son los más utilizados para fines de diagnóstico y con material conservado; a ello se debe su gran estimación en la literatura taxonómica. Sin embargo, comparaciones más minuciosas muestran siempre que una especie puede diferir de otra, no sólo en aspectos de su morfología externa, sino también en el tamaño, color, estructura interna, caracteres fisiológicos, estructuras celulares, constituyentes químicos (particularmente proteínas y ácidos nucleicos) exigencias ecológicas y conducta. Se han hecho resúmenes de tales diferencias específicas (Mayr, 1948; Mayr, Linsley y Usinger, 1953). Siempre que se presta especial atención a un aspecto particular de los animales, se descubren numerosas diferencias inesperadas entre especies, por ejemplo, al estudiar la fisiología comparada (Prosser, 1955, 1957) o en estudios comparativos de conducta animal (Mayr, 1958).

Darwin y la mayoría de los naturalistas estaban convencidos de que las diferencias entre especies son, en último análisis, siempre adaptativas. Otros autores sostenían la tesis opuesta: "Una revisión de los caracteres

que diferencian las especies (y en menos extensión los géneros) descubre que, en la gran mayoría de los casos, los caracteres específicos carecen de significado adaptativo conocido (Robson y Richards, 1936:314). Un nuevo análisis de los caracteres de las especies descubre que este conflicto de opiniones puede armonizarse en gran parte. Toda especie es el producto de una larga historia de selección de modo que está bien adaptada al medio en que vive. No hay duda de que el fenotipo como un todo, incluyendo sus propiedades fisiológicas, es adaptativo y está producido por un genotipo que resultó de selección natural. A ello no se opone el hecho de que un componente circunstancial del fenotipo pueda carecer de relieve adaptativo. Luego se discutirán qué razones abonan esta afirmación, en particular la posibilidad de que la plèiotropía de genes sea responsable de caracteres de especie selectivamente neutros (Capítulo VII). El actual capítulo y el siguiente (que son un resumen de varios capítulos manuscritos inéditos) se dedicarán a considerar tres series de atributos biológicos de la especie, a saber: 1) los que adaptan la especie a su medio físico, 2) los que capacitan la especie a coexistir con concurrentes potenciales, y 3) los que permiten a la especie mantener un aislamiento reproductivo respecto a otras especies (Capítulo V).

Adaptación al medio físico

La afirmación de que toda especie está adaptada a su medio, es una perogrullada. En las zonas continentales sin barreras físicas, los límites de la especie indican la línea, pasada la cual, la especie ya no está adaptada, y la existencia misma de tales límites brinda una prueba tangible de las limitaciones de esta adaptación. Algunos factores que contribuyen a la adaptación son evidentes, particularmente los que se manifiestan en el fenotipo visible. El color blanco de muchas aves y mamíferos árticos o el color de arena de las especies del desierto cuentan entre estos caracteres adaptativos evidentes. Más difíciles de apreciar y, sin embargo, más importantes son varios mecanismos reguladores fisiológicos que no solamente permiten sobrevivir dentro del margen de reproducción, sino que también aseguran la reproducción necesaria para que el tamaño de población se mantenga dentro de un nivel más o menos constante. Hemos mostrado en el capítulo anterior que incluso especies muy semejantes e íntimamente emparentadas pueden diferir entre sí en varios caracteres no morfológicos relativos a la fisiología, ecología y conducta. Numerosas diferencias específicas de este tipo se citan en la vasta literatura fisiológica, véase por ejemplo Prosser (1955, 1957), y ecológica (por ejemplo, Allee y col., 1949; Hesse, Allee y Schmidt, 1951). Todas estas comparaciones de especies íntimamente relacionadas indican que cada especie es un sistema

biológico distinto, con tolerancias específicas de especie, al calor, frío, humedad y otros factores del medio físico, con sus preferencias de habitat, fecundidad, velocidad de renovación de la población y otras numerosas constantes biológicas. Las especies próximas pueden superponerse en estas propiedades, sin embargo cada especie está caracterizada por valores promedios bien definidos. Los estados fisiológicamente constantes se mantienen por sistemas homeostáticos bastante complejos que se comparten, en sus propiedades esenciales, no sólo por los miembros de una misma población local, sino por todos los miembros de la especie, a pesar de cierto grado de variación geográfica. La dispersión de individuos por porciones menores o mayores del margen de la especie, que se traducen en una mezcla de los genotipos, premia la existencia de mecanismos homeostáticos amplios de la especie. Es probable que los genes adaptativos generalizados, particularmente los que contribuyen a la adaptación en los heterocigotes, están implicados en el funcionamiento óptimo de estos mecanismos homeostáticos específicos de especie. Sirven, por una parte, como el elemento que presta unidad a una especie (Capítulo X) pero, a la vez, contribuyen en gran parte a establecer y localizar los límites de la especie. Tales dispositivos homeostáticos tienen límites definidos de tolerancia, pasados los cuales no pueden ajustarse a las condiciones externas. El resultado es que cada especie tiene su medio óptimo, que probablemente se

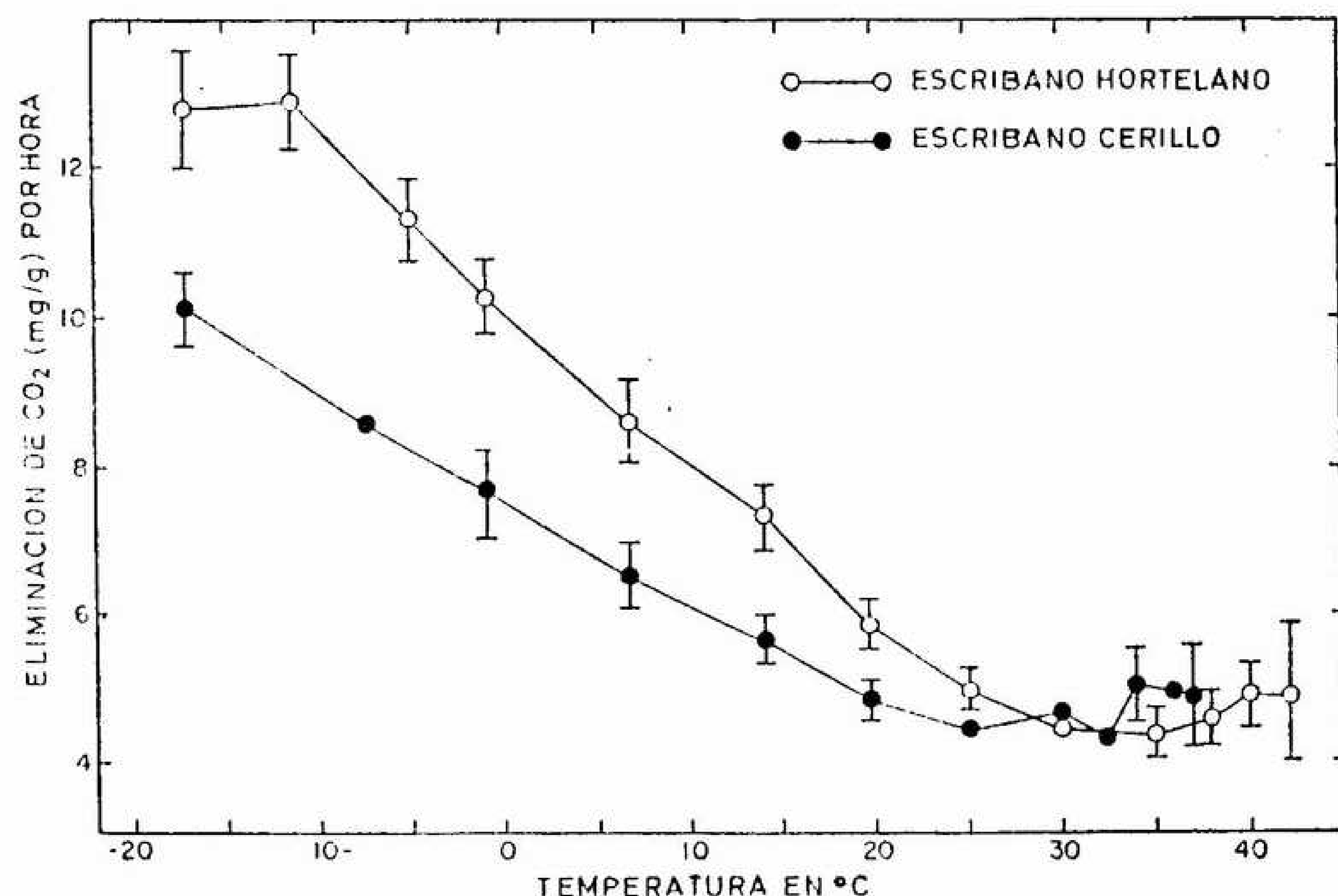


Fig. IV-1. Eliminación de dióxido de carbono por dos especies de calandrias a distintas temperaturas ambientales. El escribano hortelano = *Emberiza hortulana*, y el escribano cerillo = *E. citrinella*. (Según Wallgren, 1954.)

acerca a las condiciones del centro de su margen, y límites definidos de tolerancia respecto a la latitud y altitud.

Algunos ejemplos pueden aclarar tales diferencias fisiológicas entre especies. Wallgren (1954) ha mostrado que dos especies de escribanos del norte de Europa difieren en la preferencia y tolerancia de temperatura (Fig. IV-1). La especie más septentrional, *Emberiza citrinella*, es menos resistente a las temperaturas altas y, en particular, a olas prolongadas de calor. *Emberiza hortulana*, especie más meridional, tolera mucho más calor, pero muestra mayor pérdida de calor a temperaturas bajas. Posee un metabolismo graso muy distinto, correlacionado con un impulso migratorio más fuerte. La temperatura ambiental puede tener gran importancia, incluso en vertebrados de sangre caliente, como ya lo infirió Kendeigh (1934) basándose en un estudio de la tolerancia a la temperatura y la pauta de distribución del chochín casero (*Troglodytes aedon*). Mucho más notorio es cómo dependen de la temperatura los vertebrados acuáticos de sangre fría, como observó Moore (1949) en el género *Rana* (Tabla IV-1). En *Telmatobius schreiteri*, la rana de gran altitud de los Andes argentinos, Cei (1949b) encontró actividad sexual continua y espermatogénesis durante todo el año, aunque se produjeran olas de heladas en invierno. Las especies de invertebrados marinos que viven en el océano Ártico, están análogamente adaptadas a cumplir todo su ciclo reproductivo a temperaturas que difícilmente llegan a 0° (Thorson, 1936, 1950). La velocidad de desarrollo larvario de invertebrados marinos del ártico es casi tan rápida en sus especies análogas templadas o tropicales, porque se compensa con mayor consumo de oxígeno y mayor velocidad de división celular a temperaturas iguales. El consumo de oxígeno en los lamelibranquios adultos es casi el mismo en especies árticas a 0° que en especies boreales, a 8°, en especies mediterráneas, a 12° y en especies tropicales a unos 25-30°.

Entre los factores limitantes para los animales terrestres, la tolerancia a la temperatura y las necesidades de humedad se manifiestan con máxima frecuencia como diferencias específicas. Pittendrigh, por ejemplo, ha demostrado diferencias en las necesidades de humedad de especies muy próximas de *Drosophila* (1958) y de *Anopheles* (1950). *Drosophila persimilis* muestra fototactismo positivo cuando se la perturba; en cambio, *D. pseudoobscura* fototactismo negativo en estado de ligera excitación (Pittendrigh, 1958; Lewontin, 1959). Seis especies de hormigas del género *Formica* que se dan en la región de Chicago, difieren marcadamente en sus tolerancias de temperatura y humedad. A humedad alta *incerta* es superior a *montana* y *subsericea* lo es a *ulkei*; y a humedad escasa, la relación se invierte (Talbot, 1934). Las diferencias están correlacionadas con las preferencias de habitat y de margen geográfico (Tabla IV-2). De dos especies muy próximas de caracoles europeos (*Helicella*), la especie oriental (*obvia*) muestra preferencia por temperatura más alta y resiste mejor temperatu-

TABLA IV-1. *Relación entre distribución geográfica, costumbres de cría y características embriológicas adaptativas en cinco especies de ranas norteamericanas*, Rana (según Moore, 1949)

Característica	*Especie*				
	R. sylvatica	*R. pipiens*	*R. palustris*	*R. clamitans*	*R. catesbeiana*
Latitud limitante:					
Septentrional	67°	60°	51-55°	50°	47°
Meridional	34°	9°	32°	28°	23°
Comienzo de la estación de cría	Mediados de marzo	Comienzos de abril	Mediados de abril	Mayo	Junio
Temperatura embrionaria límite					
Inferior	2,5	5	7	12	15
Superior	24	28	30	32	32
Horas entre las fases 3 y 20 a 20° C	72	96	105	114	134
Diámetro del huevo (mm)	1,9	1,7	1,8	1,4	1,3
Tipo de la masa de jalea	Globular, sumergida	Globular, sumergida	Globular, sumergida	Película, en la superficie	Película, en la superficie

ras extremas. La especie occidental *(cricetorum)* tiene preferencia por una humedad muy superior y muestra fototactismo negativo. Es evidente la adaptación a un clima oceánico en la especie occidental y a un clima continental en la especie oriental (Melchinger, 1955). Cinco especies de lagartos cubanos Anolis difieren en la temperatura y preferencias para situarse (Ruibal, 1961).

TABLA IV-2. *Tiempos de supervivencia media (horas) de hormigas a diferentes temperaturas y humedades relativas* (según Talbot, 1934)

Especie	*Temperatura (°C) y humedad relativa (%)*		
	30,4 ± 0,34° 44,3 ± 1,2	30,6 ± 0,3° 12,1 ± 2,7	41,2 ± 0,8° 8,3 ± 0,1
F. obscuriventris	—	14,06	1,93
montana	25,35	9,50	1,57
incerta	54,49	8,12	1,43
subintegra	—	6,62	1,04
ulkei	18,16	6,18	0,84
subsericea	41,64	2,81	0,92

Las diferentes especies alcanzan diferentes grados de adaptación a medios tan extremados como el desierto. Por ejemplo, ciertas especies de aves se independizan de beber agua y pueden vivir de agua metabólica y tal vez de un rocío circunstancial (Hoesch, 1953), mientras las restantes aves necesitan beber agua. Ciertos roedores del desierto, por ejemplo, *Perognathus* y las ratas canguro (Dipodomys) pueden también subsistir sin beber agua (Lindeborg, 1952).

Los investigadores de la dinámica de población han observado que muchos componentes de la productividad, como son la fertilidad, la fecundidad, la esperanza de vida y, en los animales sociales, el tamaño de la colonia, tienen un componente genético fuerte y pueden diferir de una especie a otra. Schneirla (1957) da algunas de las diferencias de tamaño de colonia y de reproductividad entre dos especies comunes de hormigas americanas guerreras *Eciton hamatum* y *E. burchelli* (Tabla IV-3). Las diferencias entre especies estrechamente relacionadas en la longevidad y fecundidad se han observado no sólo en insectos sino en muchos mamíferos, por ejemplo, en ratones de género *Peromyscus* (Tabla IV-4).

Sonneborn (1957) y sus colaboradores han observado la diferencia que puede darse en todos los tipos de caracteres biológicos, en dieciséis especies gemelas de *Paramecium aurelia*. Estas especies pueden diferir, no sólo en la preferencia de temperatura, en el tamaño, y en la velocidad de maduración, sino también en el sistema de tipos de conjugación, en la

TABLA IV-3. *Comparación de especies en hormigas guerreras,* Eciton (según Schneirla, 1957)

Característica	*E. hamatum*	*E. burchelli*
Ciclo funcional	Fase nómada, 16-18 días (moda, 17) Fase sedentaria, 18-21 días (moda, 20)	Fase nómada, 11-16 días (moda, 13) Fase sedentaria, 19-22 días (moda, 21)
Orden de incursión	Columna ramificada con pequeños grupos terminales	Enjambre: gran grupo de avance, abanico básico, columna de consolidación
Cría	Cría de obreras, 60.000 + cría sexual (en la madurez) unos 15.000 machos y 6 reinas	Cría de obreras, 120.000 + cría sexual (en la madurez) unos 3.000 machos y 6 reinas
Población de la colonia	150.000 — 250.000	300.000 — 1.500.000
Duración de la puesta de huevos (días)	Unos 7 (cima, 2-3)	Unos 10-12 (cima, 3-4)
Número de huevos en cada cría	60.000 +	120.000 +

TABLA IV-4. *Diferencias biológicas (valores medios) de tres especies de* peromyscus (según McCabe y Blanchard, 1950)

Característica	*P. maniculatus*	*P. truei*	*P. californicus*
Número de camadas por estación	4,00	3,40	3,25
Número de crías por camada	5,00	3,43	1,91
Número de descendientes por hembra que cría y estación	20,00	11,66	6,21
Duración de la vida (en días)	152	190	275

duración del período de maduración, en el sistema de serotipos y en la forma de fecundación en la senilidad (autogamia *versus* "selfing").

Estos ejemplos podrían multiplicarse *ad libitum.* Parece claro, sin embargo, que toda investigación reciente no ha hecho sino confirmar la convicción de que cada especie es un sistema biológico singular. Por semejantes que morfológicamente parezcan dos especies, se observará que difieren en preferencias y tolerancias fisiológicas y en muchos aspectos de su ciclo de vida desde la fase de huevo hasta la muerte. Sin embargo, apenas si ha comenzado la descripción precisa de tales diferencias y de su relación con el nicho particular de una especie, su margen geográfico y su historia evolutiva.

ADAPTACIONES QUE HACEN POSIBLE LA COEXISTENCIA DE ESPECIES

Entre las numerosas características biológicas de la especie, hay dos tipos de ellas que tienen particular importancia en el proceso de la especiación (Mayr, 1948). Son las propiedades especiales que permiten la simpatía entre especies íntimamente emparentadas, las propiedades que una especie incipiente debe adquirir para conseguir que se complete el proceso de la especiación: 1) mecanismos que garantizan el aislamiento reproductivo (véase Capítulo V) y 2) la capacidad de resistir la competencia de otra especie que utilice los mismos o similares recursos del medio.

El resto de este capítulo se dedicará a estudiar estas interacciones ecológicas entre especies íntimamente relacionadas, la naturaleza de tal interacción y sus efectos evolutivos.

Concurrencia

Darwin (1859) insistió mucho en la importancia evolutiva de la concurrencia y en su contribución a la selección natural:

> Como las especies del mismo género habitualmente poseen, aunque no falten excepciones, gran semejanza en las costumbres y constitución y siempre en la estructura, si entran en concurrencia entre ellas, suele establecerse una lucha más grave que entre las especies de distintos géneros.

Desgraciadamente, se refirió a la competición en términos tan drásticos como "lucha grave" y "una especie ha quedado victoriosa sobre otra en el gran combate de la vida". Para ciertos autores, desde entonces la competición ha significado combate físico y, a la inversa, la ausencia de combate físico se ha considerado señal de falta de competencia. Tal opinión es errónea. Es cierto que se producen combates o agresiones reales entre competidores, en particular entre los vertebrados superiores que defienden territorios (véase pág. 101). Entre los invertebrados marinos sésiles, donde la cantidad de sustancia disponible puede ser el factor limitante, las especies que crecen más rápidamente pueden predominar y literalmente matar a los competidores que crezcan más despacio. Tal situación se ha descrito entre especies concurrentes de las lapas entre mareas (Connell, 1959). Sin embargo, en la mayoría de los casos, una concurrencia espectacular sólo se produce cuando dos especies acaban de ponerse en contacto o donde un cambio radical del medio ha transtornado el equi-

librio dinámico previamente existente. Como Brown y Wilson (1956) han afirmado correctamente, tal fase aguda de la concurrencia es, con frecuencia, "una fase relativamente fugaz en la relación entre especies animales" y será sustituida por un nuevo equilibrio en el que se evite la concurrencia grave. Así, la relativa rareza de manifestaciones abiertas de competencia en la naturaleza no demuestra la insignificancia de la concurrencia, como afirman algunos autores, sino, por el contrario, el elevado premio que la selección natural paga por el desarrollo de costumbres o preferencias que disminuyan la gravedad de la competición.

No se ha alcanzado todavía unanimidad en una definición precisa de concurrencia, y, sin embargo, siempre se significa con ello que dos especies buscan simultáneamente un recurso esencial del medio (como alimento, un lugar donde vivir, ocultarse o reproducirse) que se encuentre en cantidad limitada. En consecuencia, la concurrencia se hace más aguda a medida que crezca la población de cualquiera de las especies. Todo factor cuyo efecto se haga más grave al aumentar la densidad de la población (y esto puede ser cierto para todas las causas de mortalidad y de fecundidad) se denomina factor dependiente (controlador) de la densidad. Williamson (1957) define un factor controlador como "un factor que actúa más gravemente contra los individuos de una población, cuando la población crece... y de este modo tiende a regular el tamaño de la población... Se podía decir que dos especies concurren, cuando poseen en común un factor controlador" (véase, no obstante, Milne, 1961).

Parte del estudio de la concurrencia es el estudio de la dinámica de poblaciones, campo que ha aprovechado (y a la vez ha sufrido) el primer desarrollo de una teoría matemática, por Volterra y Lotka, con sus supuestos simplificadores y con frecuencia irreales. Aquí discutiremos con claridad los aspectos debatidos de la dinámica de población concentrándonos sobre la observación real de la existencia o evitación de la competencia entre especies (tal como se la ha definido antes). Para los argumentos sobre la definición de factores "dependientes de la densidad", sobre la importancia relativa de los factores dependientes e independientes de la densidad, y sobre la importancia relativa de la concurrencia intraespecífica e interespecífica, remitimos al lector a la literatura ecológica (por ejemplo: Crombie, 1947; Andrewartha y Brich, 1954; Gilbert y col., 1952; Nicholson, 1954, 1957; Park, 1954; Philip, 1955; Birch, 1957; Andrewartha, 1961:168).

La consecuencia lógica de la concurrencia es que la coexistencia potencial de dos especies ecológicamente similares permite tres alternativas: 1) las dos especies son lo bastante semejantes en sus necesidades y en su capacidad para satisfacerlas de modo que una de las dos especies se extingue, bien *a*) porque es "concurrentemente inferior" o tiene menor capacidad para multiplicarse o *b*) porque tiene una desventaja numérica inicial; 2) existe

una zona bastante grande de no imbricación ecológica (zona de concurrencia reducida o ausente) que permite que las dos especies coexistan indefinidamente. Las consecuencias de estas alternativas se resumen en la afirmación: "dos especies no pueden coexistir en la misma localidad si poseen idénticas exigencias ecológicas". Este teorema a veces se denomina principio de Gause, porque el biólogo ruso Gause (1934) fue el primero que lo demostró experimentalmente. Sin embargo, como Hardin (1960) y otros autores han señalado, el principio se conocía mucho antes de Gause. Darwin lo discutió por extenso en su *Origin of Species* y Grinnell y otros naturalistas se han referido a él con frecuencia en los siguientes 100 años. En lugar de asociar el principio con el nombre de uno de sus numerosos descubridores independientes, Hardin sugiere llamarle "principio de exclusión concurrente".

El principio de exclusión tiene un gran valor heurístico. Las tentativas para demostrarlo o rechazarlo han llevado a efectuar numerosas comparaciones entre ecologías de especies íntimamente relacionadas y analizar los factores que permiten que coexistan. Sin embargo, ha resultado difícil efectuar un análisis completo del proceso de la concurrencia.

La operación de la concurrencia entre individuos de dos especies se comprende mejor si se la compara con el destino de dos genes "concurrentes" de un mismo acervo de genes. Supongamos que el gene *A* es superior a su alele *a* en una población y que el heterocigote *Aa* posee una viabilidad intermedia entre la de los dos homocigotes. Entonces, aunque la diferencia entre *A* y *a* sea muy pequeña, *a* desaparece inevitablemente de la población, como calculó Fisher (1930) y demostraron por primera vez experimentalmente L'Héritier y Teissier (1937). Dentro de una jaula de población que contenía una población pura de más de 3 000 *Drosophila melanogaster* con el gene Bar, se introdujo un contado número de moscas de tipo salvaje. La frecuencia del gene Bar disminuyó, al principio rápidamente, después más lentamente, hasta que 600 días después el gene tenía una frecuencia de menos del 1 por ciento. Muchos experimentos similares se han realizado desde entonces con diferentes genes y ordenaciones de genes; el resultado simpre ha sido el mismo excepto en los casos de superioridad del heterocigote. Dos especies es raro que posean genotipos tan semejantes como los de una misma especie. Sin embargo, en casos en que dependen por entero de los mismos recursos del medio, una de las dos especies puede exceder a la otra en la utilización de estos recursos. Entonces llegará a excluir a la otra de la zona de superposición ecológica potencial. Para evitar tal concurrencia fatal, las dos especies deben utilizar los recursos del medio de un modo algo diferente. A esto se debe que la compatibilidad ecológica con concurrentes potenciales sea una de las características más importantes de la especie. Para sobrevivir, cada especie debe ser el dueño supremo del propio nicho.

La concurrencia no es la única interacción ecológica entre especies. De una importancia evolutiva casi igual son los varios tipos de interferencia y de modificaciones del medio. Un rebaño de ovejas que transforme una pradera en un pastizal, afecta a las condiciones de vida no sólo de los habitantes de la pradera, sino también de los habitantes del suelo. Un animal de presa que disminuya la densidad de la población de ovejas, puede invertir la dirección de estos cambios. Todo animal de presa y todo herbívoro transforma el medio, como lo hace el termes que elimina la madera y los despojos orgánicos, el topo que abre galerías subterráneas o el picamaderos que abre huecos en los árboles. Todo afecta a las necesidades de otras especies de modo positivo o negativo. Todo cambio del fenotipo que mitigue los efectos perjudiciales del impacto hecho por los cohabitantes del habitat, se favorecerá por selección natural. Las diferencias en estas interacciones bióticas cuentan entre las razones de la diversidad de los cambios evolutivos en poblaciones aisladas.

Exclusión observada

La concurrencia se consigue evitar mediante factores sutiles o notorios. Como factores notorios considero la separación geográfica, la existencia en distintos habitats, y el aislamiento temporal de fases potencialmente concurrentes del ciclo de vida. Entre los factores sutiles cuento todas las diferencias de nicho en el mismo habitat, es decir, todas las diferencias en la utilización de éste. Lack (1944) observó, al analizar la fauna de aves canoras de Inglaterra, que cuando un género tiene más de una especie británica, en 21 casos la exclusión era notoria (geográfica en 3, habitat en 18) mientras que, en 11 a 13 casos, la exclusión era más sutil. Siempre que dos especies comparten el mismo habitat, un análisis detenido suele descubrir diferencias. Por ejemplo el cormorán grande (*Phalacrocorax carbo*) y el cormorán moñudo (*P. aristotelis*) parecen tener idéntica ecología. Sin embargo, el primero se alimenta de aguas someras y pesca peces que viven sobre el fondo o cerca de él, como los pleuronéctidos y los gobios, mientras que el cormorán moñudo se alimenta en mar abierto, de peces que nadan libremente (clupeoides, *Ammodytes*) (Lack, 1945).

Moreau (1948) analizó las aves de una comarca tropical, la provincia de Usambara (7 000 km^2) de África oriental. El análisis comprendió 172 especies de 92 géneros. Existían 173 posibles imbricaciones ecológicas entre especies del mismo género y 1 474 entre otras especies de la misma familia. Sólo un 16 por ciento de estas posibles superposiciones son superposiciones reales de habitat y sólo un tercio superposiciones de dieta. Sin embargo, en algunos de estos casos, se implicaban especies muy raras, al parecer sin verdadera concurrencia. De las especies congenéricas, el 94 por ciento estaban aisladas ecológicamente y de las especies de la misma familia, el 98 por ciento. Una aparente excepción ofrecían los tejedores de la subfamilia Ploceinae, pero estas aves se mueven mucho y normalmente se alimentan de semillas de hierbas muy abundantes localmente. Factores distintos del alimento parecían regular la cifra de su población. Skutch (1951) observó que todas las especies simpátridas de 23 números de aves del trópico americano diferían en sus preferencias de habitat y Hamilton (1962) observó lo mismo para el género *Vireo*, con dos posibles excepciones. Este autor discutió con detalle los factores que facilitan o impiden que sean simpátridas dos especies emparentadas. De doce especies de gorriones de los setos (Prunellidae), sólo un par no está separado geográficamente o por habitat (Marien, 1951). El paro norteamericano (*Parus*), en contraste con sus congéneres europeos, sólo rara vez coocupa el mismo habitat, como Dixon (1961) ha mostrado en un excelente análisis. Donde se produce la coocupación, una de las especies es considerablemente mayor (1,6-2 $\times$) que la otra. Cuanto menos diverso sea el habitat, tanto más estricta es la exclusión. El análisis más detallado de la exclusión de nicho es el efectuado por Mac-Arthur (1958) en pájaros canoros norteamericanos (*Dendroica*) de bosques de coníferas. Varias especies que a primera vista parecían tener idéntico nicho ecológico, ocupan de hecho distintas partes de un árbol o se alimentan sobre las partes externas o internas de una rama. La coexistencia en el mismo habitat se facilita por diferencias de vocalización que disminuyen el antagonismo interespecífico.

Lack (1954a:148-151), Andrewartha y Birch (1954:456-465) han registrado otros muchos casos de exclusión. En estudios de reptiles han observado o una preferencia para distintos alimentos, por ejemplo lombrices o anfibios, cuando dos especies de serpientes (*Thamnophis*) comparten el mismo habitat (Carpenter, 1952) o una separación de habitat, cuando varias especies comparten el mismo alimento, como en el caso de las cuatro especies de lagartos de cola flageliforme que se alimentan de termes (*Cnemidophorus*) de Texas (Milstead, 1957, 1961). La especialización a diferentes especies de presa se ha registrado en muchas especies de peces de agua dulce; por ejemplo, por Nilsson (1955, 1960) en la trucha (*Salmo trutta*), en truchas *S. alpinus* y en salmones *Coregonus* en los lagos del norte de Suecia. En los invertebrados se han descrito numerosos casos de exclusión. Dobzhansky y Pavan (1960) señalan diferencias estacionales y de habitat en especies simpátridas de *Drosophila* y da Cunha, Shehata, y de Oliveira (1957) muestran cómo estas *Drosophila* difieren entre sí en su preferencia y utilización de 43 especies de levadura que se dan en frutos fermentados en la zona. Tretzel (1955) muestra que las especies simpátridas congenéricas de arañas están, en la mayoría de los casos, aisladas por habitat o por estación. De diez especies que coexisten en un habitat, 8 ó 9 (84 por ciento) pertenecen a géneros distintos. En el otro extremo de la escala

se encuentra el género de moluscos *Conus*, del que más de 20 especies coexisten en el litoral de Hawai. La concurrencia peligrosa se reduce o impide por la especialización a diferentes alimentos (poliquetos, gastrópodos, peces), por la superabundancia de una fuente de alimento (el poliqueto, *Perinereis helleri*, es el alimento principal de los tres *Conus* más abundantes), o la diferencia en preferencia de habitat. A pesar de que numerosas especies son simpátridas, hay pocas pruebas de una concurrencia seria (Kohn, 1958). La sutilidad de la exclusión se ilustra bien por la fauna del estiércol de vaca. No menos que 51 especies de nemátodos se han encontrado en el estiércol vacuno de los pastos europeos. Para 22 especies es el único habitat, para 10 es un habitat típico, para 19 un habitat ocasional. Como la microflora (bacterias y hongos) del estiércol de la que se alimentan los nemátodos cambia sucesivamente, también lo hace la composición de la fauna de nemátodos, que, además, se ha especializado en especies de "superficie" y en especies del "interior" (Sachs, 1950).

En los casos mencionados se ha utilizado el estudio taxonómico, es decir, se han estudiado las relaciones ecológicas de especies congenéricas o íntimamente emparentadas. Otro modo de abordar el problema es tomar las especies de un habitat y examinarlas para descubrir una posible concurrencia. La primera revisión sistemática de este tipo es la de la península de Souht Haven de Inglaterra (Diver, 1940). Esta revisión confirma que los competidores potenciales difieren en habitat, estación de cría, o preferencia de alimento. Brian (1956) muestra que dos especies de hormigas *(Myrmica)* que parecen coexistir, están realmente segregadas a microescala, ya que resulta cada una superior a la otra en parte del mosaico de tipos de suelo y vegetación. Elton (1946), en su análisis de la comunidad de estructura, llega a la misma conclusión que el estudio de South Haven. En regiones montañosas la segregación por altitud es la regla y cada especie ocupa una zona vertical distinta, aunque las especies adyacentes pueden superponerse ampliamente. Los animales de presa de una zona suelen estar especializados a vivir sobre diferentes especies (Lack, 1946; Fitch, 1947). En organismos de río se observa que cada una de las especies de una serie de ellas, potencialmente concurrentes, ocupa una zona definida, determinada por la temperatura del agua, el contenido de oxígeno y de minerales, la corriente y otros factores químicos y físicos. Los cangrejos del género *Cambarus* constituyen un buen ejemplo (Hobbs y Marchand, 1943). Según Blasing (1953) y Dahm (1958), la adaptación del turbelario *Planaria alpina* a los manantiales fríos, ricos en oxígeno, de las corrientes y la adaptación de *P. gonocephala* a los cursos más calientes, ha alcanzdo una fase en la que no habría ninguna expansión del nicho, aunque las especies emparentadas no estuvieran en presencia. Análogamente, en la costa del mar, las especies emparentadas ocupan distintos niveles de la zona entre mareas, con o sin imbricación. Entre 17 especies más o menos simpátridas de las lepas de California (*Acmaea*), Test (1945) observó sólo dos ejemplos de posible concurrencia interespecífica. Conciernen a tres especies emparentadas que vivían en lo alto de la zona entre mareas y otro grupo de dos especies que coexiste en circunstancias semejantes en una zona restringida de la costa. En los restantes casos hay una exclusión estricta por la especialización a un alimento o por la restricción del habitat.

El estudio de la exclusión en los océanos está en sus comienzos. No conozco, por ejemplo, buenas pruebas de la concurrencia o la exclusión entre los peces pelágicos que se alimentan de plancton. Cuanto más especializada esté una especie, tanto menos probabilidad ha de tener de compartir su nicho con otra. Sobre estas premisas cabría esperar una exclusión bastante rigurosa entre parásitos. Esto no se confirma enteramente por la literatura parasitológica, donde con frecuencia se registran tres o cuatro especies, por ejemplo de céstodos, en el tubo intestinal de un solo huésped. Se necesitan más estudios para decidir, sobre la base de datos estadísticamente significativos, la frecuencia con que se produce una verdadera coexistencia y la frecuencia con que los competidores potenciales se segregan en distintas porciones del tubo intestinal o en individuos diferentes de la especie huésped.

Pruebas de la competencia

El mero hecho de la exclusión no demuestra que sea el resultado de una selección en favor de evitar la concurrencia. Pueden aducirse otras explicaciones en ciertos casos. Sin embargo, hay situaciones difíciles de explicar a no ser como resultado de la concurrencia.

Exclusión en habitats empobrecidos. Las especies que actualmente coexisten en un habitat rico, diversificado, pueden excluirse una a otra en habitats más homogéneos o ecológicamente marginales. Las islas suelen estar menos diversificadas ecológicamente que los continentes inmediatos. Stresemann (1939), Mayr (1942) y Lack (1942) han mostrado que las especies próximas de aves, con frecuencia se sustituyen unas a otras en las islas y, en cambio, pueden convivir en el continente. Otros ejemplos recientemente publicados de este fenómno en aves y otros animales se refieren a las islas de la costa occidental de Australia (Serventy, 1951), las águilas halconeras *(Spizaetus)* de las islas occidentales de Sumatra (Amadon, 1953), los tordos del género *Malacopteron* de Indonesia (Voous, 1951), los chupadores de néctar (*Myzomela*), las *Nectarinia* de Indonesia (Ripley, 1961) los esquincos del género *Emoia* de las Islas Marshall (Brown y Marshall, 1953) y otros lagartos insulares. Los lagartos de géneros *Lacerta* se han encontrado por Radovanovic (1959) en 46 pequeñas islas de la

costa de Dalmacia. En 28 islas, el género estaba representado por *L. melisellensis* y en 18 islas, por *L. sicula*. En ninguna isla coexistían ambas especies de lagarto. Cual haya sido la especie que llegó primero a una isla dada, es de presumir que sea accidental en muchos casos. Sin embargo, una vez establecida, impide la colonización por otros que lleguen. El principio de la insularidad, se cumple también en los bosques montañosos aislados de las sabanas africanas. Cada isla montañosa está ocupada por una sola especie de picos, pero puede ser un *Dendropicos,* un *Campethera,* un *Mesopicos* o un *Yungipicus* (Moreau, 1948). No presenta, al parecer, suficiente diversidad de nichos ni suficiente habitat total, para permitir la ocupación por una segunda especie de picos. La ventaja numérica del primer colonizador resulta decisiva.

Exclusión limitada al área de superposición. Las especies extendidas, a veces despliegan una acusada reducción de su tolerancia ecológica en zonas donde su margen está imbricado por una especie próxima, o a la inversa, pueden tener un marcado aumento de tolerancia ecológica en una zona de no superposición. En las Islas Filipinas donde solamente se dan tres especies del grupo del *Anopheles hyrcanus,* las dos especies *A. lesteri* y *A. peditaeniatus* se encuentran tanto en la costa como en el interior. Sin embargo, en la península de Malaya, donde hay siete especies del grupo, *Lesteri* es el único que se restringe a habitar en la costa, en aguas salobres, o cerca de ellas, mientras que *peditaeniatus* es una especie del interior (Reid, 1953). El rotífero *Polyarthra dolichoptera* coexiste con la especie de más éxito *P. vulgaris* sólo en aguas pobres de oxígeno pero se da en todos los tipos de agua de las que falte *vulgaris* (Pejler, 1957a:49).

En una zona estrecha de superposición de los grajos *Cissilopha beechei* y *C. samblasiana* en Nayarit, Méjico, una de las especies está restringida al mangle y la otra a matorrales siempre verdes a lo largo de los campos del interior, más áridos; al norte y al sur del área de superposición, las dos especies viven en los dos tipos de habitat (Selander y Giller, 1959a). En el extremo meridional de Baja California, donde faltan ambas especies de *Cissilopha,* el habitat del mangle está ocupado por otra especie de grajo *(Aphelocoma coerulescens),* que, en cualquier lugar de todo su amplio margen, entra en este habitat (Pitelka, 1951a). El pinzón *Fringilla coelebs* se da por todo su margen europeo, tanto en bosques de hoja ancha como de coníferas. En las islas de Gran Canaria y Tenerife donde se da una segunda especie, *F. coelebs* se limita a los bosques de hoja caediza y en los bosques de pino está sustituida por *F. teydea,* pinzón azul (Lack y Southern, 1949). Las ardillas del suelo *(Citellus)* han reducido mucho su tolerancia al habitat en las zonas de superposición de dos especies (Durant y Hansen, 1954). La mariposa *Papilio glaucus* se alimenta de plantas de varias familias en el este de Norteamérica, donde es el único representante de su grupo de especies. En el oeste de Norteamérica, cada una

de las tres especies del grupo se restringe en cuanto a las plantas de que se alimenta: *P. multicaudatus* a las Rosaceae, Oleaceae y Rutaceae, *P. rutulus* a las Salicaceae, Corylacaceae y Platanaceae y *P. eurymedon* a las Rhamnaceae (Brower, 1958).

El impacto de las invasiones. La eficacia de la competición en la naturaleza se demuestra del mejor modo por el impacto de una especie invasora sobre especies ya establecidas en la región. El estornino *(Sturnus vulgaris),* especie europea introducida en Norteamérica, compite con las aves americanas no sólo frente al alimento, sino frente a los lugares donde anidar. Durante una visita de una hora, una bandada de estorninos puede eliminar de una pradera una cantidad de alimento que sostendría a una sola alondra de los prados *(Sturnella)* durante casi un invierno. Está demostrada la gran reducción del número de alondras de los prados en las zonas visitadas por los estorninos, y a pesar de ello, la disminución de la especie nativa es corta en comparación con el aumento de la invasora. La historia de las invasiones ha sido registrada por Elton (1958), pero dice poco sobre el impacto de la nueva competencia.

Las faunas de las islas resultan particularmente vulnerables por nuevos competidores. La mayoría de las especies de aves que se han extinguido durante los últimos 200 años, han sido aves insulares (Greenway, 1958). El esquinco *(Lygosoma noctuum)* desapareció de las islas Hawai, donde en tiempos era frecuente, poco después de haberse introducido su pariente próximo *Lygosoma metallicum* (Oliver y Shaw, 1953). La ardilla roja *(Sciurus vulgaris)* desapareció de muchas partes de las Islas Británicas después de colonizarse la región por la ardilla gris americana *(S. carolinensis).* Aunque gran parte del país británico constituye un habitat subóptimo para la ardilla roja, que esencialmente es un habitante de bosques de coníferas, su desaparición de distritos que ocupó durante largo tiempo, está en la mayoría de los casos claramente correlacionada con la competición del invasor (Shorten, 1954). Los numerosos casos de invasiones dobles, antigua y reciente, demuestran que un nuevo invasor puede diferir lo suficiente del residente emparentando, en las preferencias de habitat y de alimento, para evitar una concurrencia grave.

Numerosas pruebas indirectas sugieren que muchas de las aves que se han extinguido en Nueva Zelanda e Islas Hawai, sucumbieron a los estragos de enfermedades transmitidas por especies introducidas. Por ejemplo, la codorniz de Nueva Zelanda *(Coturnix)* se extinguió pocos años después de haber soltado en Nueva Zelanda las codornices europeas. En ninguno de estos casos ha sido posible estudiar el efecto de la enfermedad con independencia de las otras consecuencias ecológicas de la invasión. El papel de la enfermedad como arma de concurrencia ha sido considerada por Haldane (1945c).

Particularmente espectaculares son los encuentros de concurrencia

de faunas enteras. Simpson (1940, 1950) ha descrito gráficamente lo que sucedió cuando, al final del Plioceno, Norteamérica se unió a Sudamérica a través del istmo de Panamá. Unas 15 familias de mamíferos norteamericanos se propagaron por Sudamérica y 7 familias sudamericanas avanzaron en dirección inversa. Los tipos norteamericanos resultaron superiores en la concurrencia, con pocas excepciones, y al final se extinguieron muchos de los mamíferos más característicos de Sudamérica, como los notoungulados y los carnívoros marsupiales. La causa de la extinción de unos cuantos tipos norteamericanos, como los caballos y los mastodontes, es aún insegura. Grinnell (1925) propuso una regla empírica: "Cuando una especie aborigen de una zona grande se introduce con éxito en una nueva zona pequeña, suplanta pronto a la especie emparentada nativa de esta zona, con la que entra en competencia". Darwin (1859) se inclinaba en favor de una generalización semejante, según la cual las especies nativas de zonas mayores y más diversificadas son, en general, superiores a las de zonas pequeñas y más uniformes, y Matthew (1915) hizo de esta observación la base de su teoría del barrido zoogeográfico. Está confirmada por recientes encuentros de miembros de la fauna de Australia con la fauna de los continentes septentrionales (Storr, 1958). Apenas puede dudarse de que las especies con ciertos tipos de estructura genética de población y adaptadas a un medio diversificado biótica y físicamente, tienen una ventaja al concurrir con especies que carecen de estas propiedades. Sin embargo, algunas especies procedentes de grandes zonas diversificadas carecen de superioridad en la concurrencia y especies procedentes de zonas insulares o de penínsulas meridionales invaden con éxito notorio. Así, pues, hay muchas excepciones a toda generalización concebible. Se necesita investigar mejor este campo.

Hay dos métodos esenciales por los que puede verificarse el enriquecimiento de una fauna. El recién venido (por ejemplo, un lagarto que se alimente de termes) puede utilizar el mismo nicho ("termes") que una especie asentada, pero en un habitat algo diferente. En tal caso, se producirá una exclusión local de las dos especies paralela al desplazamiento de los respectivos habitats. O, en otro caso, el recién llegado consigue penetrar en el mismo habitat de la especie indígena y la obliga a cederle parte de un nicho heterogéneo en un habitat bien diversificado. La coexistencia de cinco o seis especies de *Parus* de Eurasia o de *Dendroica* norteamericana en un mismo bosque resulta posible por tal especialización en sus exigencias de nicho. Cuanto más rico y diversificado esté un habitat, con tanta más facilidad pueden desarrollarse tales diferencias menores de nicho.

Las islas suelen ser muy pobres tanto en el número de habitats disponibles como en la diversidad de nichos del habitat. Esto se compensa porque están vacantes nichos principales, debido a las dificultades de

la colonización transoceánica, lo que, a su vez, permite una radiación adaptativa.

En cuanto concierne al cuadro general evolutivo, debería mencionarse que toda nueva llegada a una zona tiende a sumarse a la diversidad total y a enriquecer de este modo las oportunidades de los restantes organismos excepto de los competidores más inmediatos. La nueva pirámide de alimentos que hizo posible la evolución de la flora de angiospermas constituye un impresionante ejemplo de este principio.

Concurrencia experimental. La validez del principio de exclusión se ha ensayado en numerosos experimentos recientes en los que poblaciones mixtas de dos especies se establecieron en un medio uniforme. Virtualmente en todos los casos una de las dos especies ha sido eliminada más pronto o más tarde. *Paramecium aurelia* elimina a *P. bursaria* (alimento bacteriano) (Gause, 1934); entre los escarabajos de la harina *Rhizopertha* extermina a *Sitotroga* y *Tribolium* elimina a *Oryzaephilus* (Crombie, 1946); la mayor de las especies gemelas de *Calandra oryzae* (el gorgojo del grano) elimina a la pequeña en el maíz, mientras que en el trigo es la especie pequeña la que elimina a la grande (Birch, 1953). *Daphnia pulicaria* elimina a *D. magna* invariablemente, tanto cuando el alimento consiste en levadura como en algas (Frank, 1957); *D. publicaria* es también superior a *Simocephalus vetulus* (Frank, 1952). En todos estos experimentos de concurrencia que implican especies de *Drosophila*, el resultado con frecuencia depende de condiciones especificadas. En una población mixta de *Drosophila melanogaster* y *D. simulans*, la primera especie es siempre superior a 25° y la última suele serlo a 15°. Un desplazamiento de temperatura de sólo 3° revierte la superioridad en la concurrencia de las moscas de los frutos *Dacus tryoni* y *D. neohumeralis* (Birch, 1961). Sin embargo, se produce introgresión, en ciertas condiciones, en cultivos ricos de laboratorio, lo que obliga a un nuevo análisis de la situación de concurrencia. Los experimentos de concurrencia mejor controlados y más profundos son los de Park (1948, 1954). Cuando se situaron en condiciones de concurrencia *Tribolium confusum* y *T. castenum*, sobre harina pura de trigo, una de las dos especies se eliminaba invariablemente, pero cuál de ellas lo fuera, era en parte indeterminado y en parte dependiente de la constelación de factores ambientales (Tabla IV-5). Experimentos más recientes de Lerner y Dempster (1962) han mostrado que gran parte (si no toda) de la indeterminación puede eliminarse separando la heterogeneidad genética de las poblaciones fundadoras. En cultivos convenientemente igualados *T. casteneum* siempre resulta victoriosa.

La situación es completamente distinta en experimentos donde el ambiente no sea homogéneo. Un frasco de cultivo de *Drosophila* puede ofrecer bastante diferencia entre la corteza seca y el interior húmedo, para que permita una prolongada coexistencia de dos especies (L'Héritier y

TABLA IV-5. *Dos especies de* Tribolium *en concurrencia* (según Park, 1954)

Condiciones: Temperatura (°C)	Condiciones: Humedad (por ciento)	Número de réplicas	Especies victoriosas (número de ensayos): *T. confusum*	Especies victoriosas (número de ensayos): *T. castaneum*
34	70	30	—	30
29	70	66	11	55
24	70	30	21	9
34,29	30	60	53	7
24	30	20	20	—

Teissier, 1935; Moore, 1952a). Cuando dos especies concurrentes de escarabajo del grano se cultivan en espigas de trigo en vez de en harina de trigo cribada, las dos especies suelen coexistir indefinidamente (Crombie, 1947). Estos experimentos en ambientes heterogéneos indican lo sutiles que pueden ser las diferencias entre los nichos ecológicos de dos especies íntimamente emparentadas.

DIFICULTADES DEL PRINCIPIO DE EXCLUSIÓN

Los naturalistas han descrito numerosos casos en los que dos o más especies emparentadas parecen ocupar el mismo nicho. Ross (1957) describió la coexistencia en el valle del Mississippi de dos especies de cigarras *Erythoneura* sobre la misma planta alimenticia *(Platanus occidentalis)*. Cooper (1953) descubre que las tres especies más comunes de avispas euménicas en el estado de Nueva York, frecuentan las mismas flores, cazan las mismas orugas sobre los mismos árboles y anidan en madrigueras de 6 mm en los mismos lugares y época. Parecen competir sobre tres importantes elementos de su existencia. Sokoloff (1955, 1957) cree que *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis* no alcanzan una densidad en la naturaleza capaz de inducir una concurrencia efectiva. Especies congenéricas de las mismas moscas portasierra con frecuencia infestan la misma especie huésped, como se ha descrito en los géneros *Periclista* (Beer, 1955a) y *Strongylogaster* (Beer, 1955b).

En todos estos casos (corta selección de una extensa literatura) ha sido imposible hasta ahora determinar el factor o factores que permiten la coexistencia de varias especies en el "mismo" nicho. La cuestión real es, sin duda, si estas especies realmente comparten un nicho idéntico. Bagenal (1951) Savage (1958) y Udvardy (1959) señalan que nicho no es lo mismo que habitat y que la mera existencia de seis especies de insectos sobre la misma especie vegetal no significa necesariamente que coexistan en el mismo nicho. Gran parte de la argumentación depende de la definición de nicho que se elija (Hutchinson, 1957). El nicho de una especie es la proyección hacia el exterior de sus necesidades y la identidad de los nichos de dos especies no queda demostrada, hasta no probar que las necesidades de las dos especies son idénticas. El cuidado que debe tenerse al juzgar "la identidad" de necesidades, se ilustra bien por el caso de *Drosophila mulleri* y *D. aldrichi* (Wagner, 1944). Las larvas de esas dos especies íntimamente emparentadas se producen simultáneamente en el fruto maduro del cacto *Opuntia lindheimeri*, donde se alimentan de la microflora de la pulpa que fermenta. La concurrencia entre las larvas de las dos especies parece completa. Sin embargo, el análisis del contenido intestinal demuestra que las dos especies de *Drosophila* tienden a alimentarse de diferentes especies de levadura y bacterias, con cierto grado de superposición en las exigencias. Análogas diferencias en la selección de alimentos se han observado en los saltamontes que se alimentan juntos en un prado (Isely, 1946) y en otros grupos de especies coexistentes. Dos especies de mosquitos muy semejantes de Trinidad, *Anopheles bellator* y *A. homunculus*, parece a primera vista que comparten el mismo nicho. Sin embargo, un análisis detallado muestra que *bellator* tolera mejor la humedad baja, mientras que *homunculus* aventaja al otro en su capacidad de utilizar como lugares de alimentación, pequeñas bromeliadas (Pittendrigh 1950). La superposición ecológica sólo es parcial. En todos los casos, hay que distinguir con cuidado entre habitat y nicho. La diferencia en el alimento que utilizan las dos especies de *Drosophila* en *Opuntia,* demuestra que su nicho no es el mismo. Ni tampoco lo es en las diversas especies de nemátodos, moscas o escarabajos peloteros que viven en el estiércol de vaca.

Hay una tendencia en años recientes a exagerar el papel del alimento como factor decisivo en estados de concurrencia. De hecho, deben considerarse otros muchos factores controladores. Por ejemplo, en los trópicos, el alimento parece menos importante que en la zona templada, y en todas las zonas puede producirse competición aunque el alimento sobre. En algunos casos la competición disminuye, no a causa de la diferencia en el tipo de alimento preferido, sino porque las especies que compiten difieren en el lugar donde buscan el alimento. Así se ha demostrado para el pipi de Hawai (Baldwin, 1953), para el paro europeo (*Parus*) (Gibb, 1954; Betts, 1955), para los cerrojillos americanos (*Parulidae*) (MacArthur, 1958) y para los psocídidos europeos, de los cuales seis especies que se alimentan con preferencia de *Pleurococcus*, coexisten sobre la misma especie de alerce (*Larix*). Los parientes próximos pueden diferir por vivir preferentemente sobre ramitas vivas o muertas, por la altitud que prefieren en las montañas y por ligeras diferencias estacionales. A pesar de estas

diferencias de nicho, hay indicios de que la concurrencia entre estos psocídidos puede entablarse cuando las circunstancias se trastornan (Broadhead, 1958). El papel del alimento puede diferir incluso entre estos parientes próximos. Los copépodos ciclopoides carnívoros, por ejemplo, pueden competir por el alimento a pesar de diferir marcadamente en las preferencias de presa, en tanto que no existe diferencia significativa de dietas entre los que se alimentan de algas, fuente superabundante de alimento (Fryer, 1957).

Estos estudios indican que los medios naturales son mucho más heterogéneos de lo que parece a primera vista y que la competencia puede ser intensa sólo durante estaciones adversas poco frecuentes. La superioridad respectiva de los tipos que compiten, puede desplazarse con las condiciones ambientales y con la densidad de población. La concurrencia, además, se mitiga por las diferencias en la elección de habitat que resultan de diferencias en la fisiología de las especies. Las dos salamandras *Plethodon dunni* y *P. vehiculum* toman casi el mismo alimento en la zona de coexistencia de Oregón, pero toleran diferentes límites de temperatura y humedad. Las diferencias en el alimento secundario de las especies puede contribuir a suavizar la competencia (Dumas, 1956). Las dietas de dos especies europeas de espinocha (*Gasterosteus aculeatus* y *G. pungitius*) parecen virtualmente idénticas. La concurrencia está, al parecer, mitigada porque prefieren distintos habitats para criar, en los que el nivel de densidad de población está regulado por costumbres territoriales (Hynes, 1950). Dos especies de avispas parásitas continúan coexistiendo en una población del gorgojo de la judía azuki (*Callosobruchus chinensis*) durante 70 generaciones, sin que una sea capaz de eliminar a la otra. Parece ser que una especie de parásito tiene más éxito cuando la densidad de la especie huésped es baja y la otra cuando tal densidad es alta (Utida, 1957). Lack (1946) demostró que no hay concurrencia entre diez especies de halcones y de búhos en Europa, en años en que abunda su presa primaria, el ratón de las praderas (*Microtus*). En años de escasez cada uno de estos depredadores se dirige hacia distintas especies de presas secundarias y de este modo no se produce la concurrencia con los otros depredadores del ratón.

Posible ausencia de la exclusión

La frecuencia de casos de exclusión probados es tan grande que su importancia no puede ya ponerse en duda. Estamos en condiciones de preguntarnos, sin rechazar el principio como tal, si hay factores o constelaciones de factores que pueden reducir o incluso impedir la operación de la exclusión. Existen, en efecto, factores que reducen el impacto de la competencia interespecífica en un grado mayor o menor. La densidad de una especie puede fijarse, por intolerancia intraespecífica, a un nivel tan bajo que sus individuos no entren en concurrencia con un competidor potencial cuyas poblaciones estén espaciadas con la misma amplitud. El caso recogido por Marshall (1960) de un nicho coocupado por dos especies de pinzón americano que se toleran mutuamente *Pipilo aberti* y *Pipilo fuscus*, puede ilustrar tal situación. No hay aparente diferencia entre estas dos especies con respecto a la utilización del habitat para criar o alimentarse. Pontin (1961) cree análogamente que la coexistencia de dos especies de hormigas (*Lasius flavus* y *L. niger*) se debe a presiones intraespecíficas que dependen de la densidad, a consecuencia de las cuales se impide el aumento de una cualquiera de las especies y se permite la coexistencia. Sin embargo, las considerables diferencias en la utilización de alimento de las dos especies indican que, en contra de la opinión de Pontin, sólo existe una parcial superposición de nicho y, por tanto, de exclusión.

Hay dos situaciones que parecen excepciones al principio de exclusión. Una es la de los herbívoros generalizados, que rara vez están limitados por el alimento y no es probable que compitan por recursos comunes (Hairston, Smith, y Slobodkin, 1960). Su número con frecuencia está determinado por los animales de presa, por las enfermedades o por otros factores que dependen de la densidad y que no tienen conexión aparente con la exclusión. La otra situación es la que se produce en regiones, por ejemplo, cerca de la periferia del margen de la especie, donde la dureza del ambiente impide que las poblaciones se salgan de los límites de la capacidad del nicho, es decir, donde el tamaño de la población se mantiene bajo por factores independientes de la densidad (Andrewartha y Birch, 1954; Savile, 1960). Así sucede particularmente donde una población periférica se llena en cada generación por una corriente constante de inmigrantes procedentes de una porción más favorable del ámbito de la especie. Sin duda, la concurrencia no se elimina en ninguno de los casos pero nunca culmina en exclusión.

Otros factores disruptivos de la naturaleza reducen la importancia relativa de la competencia. Entre ellos se cuentan cambios rápidos del ambiente y ventajas selectivas de la escasez; no son, sin duda, alternativas frente a la competencia, pero por ser igualmente capaces de influir sobre la densidad de la población de la especie su efecto se superpone al de la competencia.

Resultados evolutivos de la competencia

Por ligera o intermitente que sea, todo tipo de competencia constituye siempre una importante presión de selección. Si dos especies se superponen en parte, en sus exigencias, y si una de estas exigencias es un

factor controlador, la selección favorecerá a los miembros de cualquiera de las dos poblaciones que sean menos dependientes, de este factor. El soslayamiento de la competencia observado, es el resultado de tal selección, según la teoría de la exclusión. Para comprobar la validez de este supuesto consideremos más de cerca las diversas formas alternativas de relación ecológica entre especies. En cualquier lugar en que se superpongan los ámbitos de dos especies íntimamente relacionadas, puede producirse una de las cinco siguientes alternativas (Lack, 1949):

1) Una especie es superior en tal grado que elimina a otra. Ésta es la situación que discutimos antes, al considerar las introducciones y las invasiones. Sólo puede demostrarse sobre el período efectivo de desplazamiento.

2) En una parte de la zona geográfica, una especie resulta superior en la competición; en otra parte, lo resulta la otra especie. En consecuencia, las dos especies se reemplazan la una a la otra a lo largo de una línea de equilibrio acusada pero, con frecuencia, fluctuante. La expansión del margen de cada especie se impide por su concurrente.

3) Donde dos especies se ponen en contacto a lo largo de un margen similarmente bien definido, la expansión se impide no por la especie que concurre, sino porque el terreno recorrido por la línea fronteriza es ecológicamente inadecuado.

La elección entre 2) y 3) no es siempre sencilla. Las especies alopátridas son muy frecuentes y Mayr (1951a) y Vaurie (1955) han encontrado muchos pares de tales especies entre aves. En la mayoría de los casos se encuentran a lo largo de una ruptura climática o de vegetación muy acusada, y parece probable que sean las diferencias de adaptación, más que la concurrencia, la causa de la sustitución geográfica. Así sucede, evidentemente, en los casos en que se ponen en contacto habitats tan notoriamente distintos como la sabana y el bosque de lluvias del Congo, en África. Sin embargo, la interpretación queda dudosa cuando se implican factores climáticos o bióticos menos decisivos. El hecho de que los márgenes de dos hormigueros asiáticos muy difundidos, *Merops superciliosus* y *M. philippinus* sean en gran parte alopátridas se ha atribuido, por ejemplo, a la concurrencia (Marien, 1950). Sin embargo, estas dos especies coexisten en algunos distritos limítrofes y es muy probable que la pauta de distribución, esencialmente alopátrida, se deba a diferencias de adaptación fisiológica. *Merops superciliosus* parece superior donde la precipitación de lluvia sea inferior a 50 cm por año, *M. philippinus* donde exceda de esa cantidad. La cuestión fundamental es si alguna de las dos especies puede invadir el margen de la otra especie cuando ésta no se encuentra presente. Por ejemplo, no creo que se haya implicado competencia en los numerosos casos de retirada al norte de animales septentrionales durante la reciente mejoría de clima y la correspondiente expansión al norte de especies meridionales.

Es muy probable que la mayoría de los casos de especies alopátridas deban adscribirse a 3) antes que a 2). Sin embargo, hay algunos casos decididamente de 2). La sustitución esencialmente geográfica de *Gammarus pulex* y *G. duebeni* en las Islas Británicas se debe a la superioridad reproductiva de *pulex* en agua dulce y de *duebeni* en aguas salobres (Hynes, 1954). La heterogeneidad de factores hace imposible, en la mayoría de los casos, decidir inequívocamente entre 2) y 3).

4) Una especie es superior en algunos habitats y la otra en otros habitats. El resultado será una imbricación geográfica, combinada con exclusión de habitat. Constituyen ejemplos típicos el caso descrito antes de los grajos mejicanos *(Cissilopha)* o el de los pinzones *(Fringilla)* de las Islas Canarias. Los márgenes verticales de las especies montañosas con frecuencia se comprimen mucho donde encuentran un competidor. Así se ha descrito, por ejemplo, por Mayr y por Gilliard (1952b) y por Gilliard (1959) para dos especies de chupadores de néctar de Nueva Guinea.

5) Las dos especies se encuentran en el mismo habitat pero ocupan diferentes nichos. La mayoría de la discusión previa se ha dedicado a tales casos.

El encuentro de dos especies similares o muy relacionadas a lo largo de una línea de contacto o en una zona de superposición puede, pues, tener consecuencias muy diferentes. El estudio de este grupo de fenómenos apenas ha comenzado, pero los investigadores de la evolución aplican un trabajo creciente al estudio de tales interacciones.

Divergencia de carácter simpátrida

Una nueva consecuencia del principio de exclusión es que la concurrencia en una zona de superposición geográfica debería ejercer una intensa presión de selección. Los individuos de dos especies imbricadas más favorecidos por la selección deben ser los que tienen menos necesidad de los recursos utilizados conjuntamente por ambas especies. Darwin (1859) dedicó toda una sección de su capítulo sobre la "Selección natural" a "La divergencia de carácter", donde dice "El principio que he designado por ese término tiene gran importancia... la selección natural... conduce a la divergencia de carácter; pues cuantos más seres vivos pueden sostenerse en una misma región tanto más divergen en estructura, costumbres y constitución". Aunque tal divergencia sea al principio estrictamente ecológica, y consista en una diferente utilización del medio (véase antes pág. 84), se reforzará ulteriormente por la selección de las diferencias morfológicas que faciliten la divergencia ecológica. Entre los

autores modernos, Lack (1947a) fue el que primero dio un ejemplo de tal divergencia de carácter (Tabla IV-6). Los nichos ecológicos sobre las islas allende las Galápagos pueden albergar dos o tres pinzones del género *Geospiza*, cuyos tamaños de pico se ajustan al nicho de alimento de que disponen. En la isla Tower, tres especies muy diferenciadas se reparten el habitat. Cada una de las tres otras islas sólo posee dos especies, una de las cuales ocupa dos nichos potenciales y es capaz de ajustar su pico debido a la menor presión de selección. Amadon (1947) mostró en los géneros de Hawai de *Loxops* y *Phaeornis* que los tamaños de pico intermedios se encuentran en la mayoría de las islas en las que sólo se encuentre una sola especie del género. En Kauai donde, debido a una doble invasión, ambos géneros están representados cada uno por dos especies, la selección centrífuga ha provocado una fuerte divergencia en el tamaño del pico. Norrevang (1959) ha estudiado otros casos de divergencia de carácter debida a invasión doble. Un caso particularmente instructivo es el descrito por Vaurie (1950, 1951b). Dos especies de picamaderos *(Sitta)* se desplazan en gran parte mutuamente en Eurasia oriental y occidental. Las dos especies se asemejan mucho en tamaño de pico y en el color general, siempre que se dé una sola de las dos especies. Sin embargo, en el Irán, donde se superponen ampliamente las dos especies, el pico de una de ellas aumenta mucho de tamaño y el de la otra disminuye (Fig. IV-2). La divergencia de carácter entre las especies de la India ha sido descrita por Ripley (1959). Donde las dos especies de hormigas *Lasius flavus* y *L. nearcticus* coexisten, en el este de los Estados Unidos, difieren, por lo menos, en ocho caracteres independientes. En el oeste, donde *nearcticus* es raro o falta, la variabilidad de *flavus* crece tanto que borra todas las diferencias entre ambas especies, excepto dos (Wilson, 1955). Brown y Wilson (1956) han destacado correctamente la importancia evolutiva de la divergencia de carácter de Darwin (que ellos denominan desplazamiento de carácter) y han citado nuevos ejemplos (aunque algunos de sus casos parecen corresponder a otros fenómenos, como el de hibridación). Desde entonces se han publicado otros numerosos ejemplos de divergencia de carácter, por ejemplo, por Hutchinson (1959) y Stein (1960). El estado de cosas parece maduro para efectuar un análisis más cuantitativo que el empleado en los estudios citados. Esto tiene particular importancia desde que se conocen también casos en que las especies que se superponen son más semejantes en su zona de superposición (debido, por ejemplo a la regla de Gloger) que en otros lugares, lo que parece estar en contradicción con la regla de la divergencia de carácter. Finalmente, hay muchos casos en los que la superposición parece carecer de efecto sobre el fenotipo de las poblaciones simpátridas. Sólo un análisis estadístico puede aportar los datos necesarios para hacer generalizaciones válidas.

TABLA IV-6. *Divergencia de carácter en* Geospiza *en las islas Galápagos: Anchura del pico (mm) y ocupación del nicho.* (Según Lack, 1947a.)

Nicho	*Isla Tower*	*Isla Hood*	*Isla Wenman*	*Isla Culpepper*
Pinzón del suelo grande	*magnirostris* 21,2	*conirostris* 16,0 (suelo grande y cactos)	*magnirostris* 20,4	*conirostris* 16,5
Comedor de cactos	*conirostris* 13,0		*difficilis* 9,0 (cactos y suelo pequeño)	*difficilis* 9,0 (cactos y suelo pequeño)
Pinzón del suelo pequeño	*difficilis* 7,9	*fuliginosa* 8,3		

32
31
30
29
28
27
26
25
24
23
22
21

A B C D E F G H I J K L M

ZONA DE SUPERPOSICION

LINEAS DENSAS: SITTA NEUMAYER
LINEAS A TRAZOS: SITTA TEPHRONOTA

FIG. IV-2. Variación geográfica de la longitud de pico de dos especies parcialmente simpátridas de picamaderos, *Sitta neumayer* (líneas densas) y *S. tephronota* (líneas a trazos). Población más al oeste (Dalmacia, Grecia) a la izquierda (*A*); población más al este (Tian Shan) a la derecha (*M*). Se observa completa divergencia de carácter en la zona en que las especies se imbrican en el Irán (*C-G*). (Según Vaurie, 1951b.)

Otra consecuencia frecuente de competencia (además de la divergencia de carácter) es la reducción de la variabilidad morfológica y ecológica de una o de las dos especies en la zona de superposición. Dobzhansky, Burla, y da Cunha (1950) han demostrado tal reducción de variabilidad para un carácter genético, la existencia de ordenaciones de genes en las poblaciones. Observaron en *Drosophila willistoni* que su frecuencia se reduce, a igualdad de las demás condiciones, en las porciones del ámbito donde coexista el mayor número de especies gemelas.

Un caso muy especial de divergencia simpátrida de carácter es el refuerzo de los mecanismos de aislamiento, etológicos (y probablemente de otro tipo) en las zonas de superposición de especies muy emparentadas. En el Capítulo XVII se presentará una discusión más detallada del fenómeno.

Problemas planteados

Nuestra exposición ha demostrado claramente que hay numerosas interacciones entre especies ecológicamente similares que coexisten en la misma zona. La selección tiende a aumentar la diferencia ecológica entre tales especies y a disminuir la zona de superposición ecológica. Por lo tanto, la concurrencia tiene muchas e importantes consecuencias evolutivas. Sin embargo, es muy grande nuestra ignorancia de la naturaleza, mecanismos, y volumen de la concurrencia. En los últimos años, el estudio de la concurrencia ha constituido una de las ramas más activas de la ecología y promete dar gran fruto durante muchos años. Algunos de los problemas que conviene estudiar más son los siguientes:

¿Qué casos de exclusión geográfica de especies observada (alopatría) se deben a incompatibilidad ecológica y qué otros casos son simplemente resultado de adaptaciones fisiológicas que hacen que la zona no ocupada resulte inutilizable aunque no estuviere habitada por el competidor potencial?

¿Cuáles de las diferencias entre especies íntimamente emparentadas, simpátridas, son el resultado de divergencia de carácter producida después de haberse establecido la simpatría y cuáles otras ya se habían adquirido como subproductos por la previa especiación geográfica?

¿Hay casos de especies que no compiten entre sí aunque sus necesidades esenciales sean las mismas? Si es así, ¿qué otros mecanismos permiten la coexistencia? Al responder a esta pregunta, es particularmente importante evitar un razonamiento en círculo vicioso. Hay mucha tendencia a decir que la mera coexistencia de las especies A y B demuestra la exclusión ecológica y que por ello, cualesquiera que sean las diferencias descubiertas entre las especies, han de considerarse responsables de la coexistencia. Esta conclusión no es necesariamente válida.

¿Qué diferencias, si existen, se observan entre las partes central y periférica del ámbito de las especies con respecto a la competencia? Haldane (1953, 1956) sugiere que el tamaño de la población cerca de la periferia del ámbito de la especie está en gran parte controlado por factores independientes de la densidad. La concurrencia con otras especies sería menos enérgica en tales circunstancias, lo que facilita un desplazamiento hacia un nuevo nicho. Hay muchas pruebas, como ha demostrado Mayr (1954a), de que los desplazamientos hacia nuevos nichos son particularmente frecuentes en poblaciones periféricamente aisladas.

¿Hasta qué grado existe interferencia agresiva entre especies? Sabemos que el fenómeno se produce. Una mutua agresión territorial disminuye la densidad de población de dos especies de colibríes en California (Pitelka, 1951b; Legg y Pitelka, 1956). Una intolerancia unilateral entre

dos especies de paro (*Parus*) ha sido descrita en California por Dixon (1954) y se conocen ejemplos de exclusión territorial en otras aves (Simmons, 1951; Emlen, 1957; Selander y Giller, 1959b; Ripley, 1961). La exclusión territorial parcial se ha encontrado en *Quiscalus* (Selander y Giller, 1951). Las interacciones sin concurrencia entre invertebrados tienen habitualmente naturaleza de depredación o interferencia, más que de agresión interespecífica (Birch, 1957). Todavía constituye un misterio el papel que metabolitos externos desempeñan en las interacciones ecológicas (Lucas, 1947).

¿Por qué no se llenan tantos nichos aparentemente vacíos? Existen 27 o 28 especies de picamaderos en Borneo y Sumatra y ninguno en bosques análogos de la región de Nueva Guinea. El importante nicho llenado por los picamaderos en la región oriental, parece estar casi totalmente vacío al este de la línea de Weber. La apertura del canal de Suez permitió a más de una docena de peces del mar Rojo invadir el Mediterráneo, al parecer sin desplazar ninguna especie nativa. Los invasores debieron haber encontrado nichos parcialmente desocupados. Las especies invasoras rara vez desplazan una especie nativa de su nicho. En la mayoría de los casos ocupan, al menos en parte, lo que parece haber sido un nicho previamente vacío. Así sucede, con seguridad, con el estornino europeo (*Sturnus vulgaris*) en Norteamérica, cuya tremenda multiplicación en habitats en gran parte creados por el hombre causó alguna disminución en otras especies, pero con seguridad no equivalente al aumento de la especie importada. Kusnezow (1956) mostró que las hormigas del desierto ocupan nichos distintos en el Antiguo y en el Nuevo Continente. El cuadro de un nicho vacante no es un concepto particularmente popular entre los ecólogos. Señalarán que las larvas de insectos de Nueva Guinea que no son devoradas por los picamaderos pueden resultar víctimas de parásitos o ser devoradas en estado adulto por aves o mamíferos. Todo lo que sobra termina utilizado por reductores y desintegradores. En mi opinión esta utilización no ocupa el nicho de los picamaderos. Siempre que una biota local pueda enriquecerse, el hecho me demuestra por sí mismo que existían nichos vacantes. Debemos terminar con este aserto dogmático; un análisis más profundo nos llevaría al difícil problema de la eficacia relativa en la utilización de los recursos naturales, que se sale del tema de este volumen.

¿Por qué ciertos habitats tropicales mantienen un número tan extraordinariamente alto de especies? Un bosque de zona templada puede estar habitado por 60 especies de aves y el bosque del Amazonas por 600. No se han encontrado menos de 780 especies de peces en el puerto de Amboina (Molucas), cifra a la que no se aproxima ningún puerto de la zona templada. Mac Arthur (1957), Hutchinson y Mac Arthur (1959), Klopfer y Mac Arthur (1960) y Fischer (1960) han discutido alguno de los factores a que se debe esta riqueza de las faunas tropicales. Ni un aumento de la complejidad del habitat ni, exclusivamente, un aumento de la especialización parecen dar cuenta de este aumento del número de especies. Es posible que la rareza y breve duración de las catástrofes inducidas por el tiempo en los trópicos permita una contracción del tamaño del nicho. Un aspecto particularmente misterioso del problema es la existencia de gran número de especies raras, y sin embargo relativamente inespecializadas, en las zonas tropicales (Capítulo XIV).

Conclusiones

Muchos de los recursos del ambiente son limitados y la concurrencia ante ellos, siempre que se produzca, tiene diversas consecuencias evolutivas. Hace más difícil la especiación, porque una especie incipiente no puede invadir el margen de una especie hermana o parental hasta no haber adquirido compatibilidad ecológica con ella, es decir, hasta que su nicho no se ha hecho lo bastante diferente para permitir la exclusión (¡más bien que la extinción!).

El premio que establece la selección natural para el aumento de diferencias ecológicas entre especies concurrentes, constituye una enérgica fuerza centrífuga. Favorece la penetración en nuevos nichos y, generalizando, la radiación adaptativa. Así pues, la competición constituye un elemento en la especiación y es una causa importante de divergencia evolutiva.

Capítulo V

MECANISMOS AISLADORES

Los mecanismos que aislan una especie reproductivamente de otras, tal vez constituyan el lote de atributos más importante que posee una especie, porque forman, por definición, los criterios de especie. Hasta recientemente no se ha sabido que hay una serie completa de dispositivos especiales mediante los cuales se mantiene la solución de continuidad entre especies. Antes sólo se admitía la barrera de esterilidad. Darwin pensaba que la especie era algo delimitado arbitrariamente, y descuidó el problema de la naturaleza y origen de las soluciones de continuidad entre especies. Por otra parte, los tipólogos aceptaban esta solución de continuidad como una propiedad inherente de naturaleza orgánica. Sin embargo, eventualmente los naturalistas cayeron en la cuenta de que muchos otros dispositivos, además del de la esterilidad, pueden impedir el cruzamiento entre especies simpátridas muy próximas. En 1905, Pettersen escribió: "Es un hecho que cada especie animal tiene dispositivos que permiten el reconocimiento y la reunión de individuos coespecíficos de sexo opuesto, con tal grado de seguridad que la hibridación sólo se produce como excepción anómala, y en esto vemos una diferencia fundamental con lo que sucede en el reino vegetal con su polinización por aire y por insectos". El primer tratamiento sistemático del tema fue hecho por DuRietz (1930) que dio una lista bastante completa de los diversos tipos de barreras, pero fue Dobzhansky quien troqueló el término "mecanismos aisladores" y les dedicó todo un capítulo en su obra clásica *Genetics and the Origin of Species* (1937) e impuso la gran importancia de estos dispositivos entre los evolucionistas. Desde entonces se han sostenido una serie de conferencias sobre el tema (Patterson, 1942, 1947; Blair, 1961) y se ha acumulado una gran cantidad de literatura. Aquí sólo me ocuparé de sus líneas principales y me remito para más detalles a las obras recogidas en la bibliografía (Muller, 1942; Mayr, 1942, 1948; Emerson, 1949; Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1951; Tinbergen, 1951; Patterson y Stone, 1952; Riley, 1952; Thorpe, 1956; Spieth, 1958; Hinde, 1959).

La viva investigación de los mecanismos de aislamiento ha llevado al desarrollo de una rama totalmente nueva de la biología, que combina estudios de conducta, ecología y genética. Estos estudios han permitido una visión más profunda de la cualidad y cantidad de diferencias entre especies y han llevado a ensayar experimentalmente, de modo preciso, diversos supuestos.

Antes de comenzar el estudio de los diversos mecanismos, hemos de esclarecer dos puntos: esterilidad y aislamiento geográfico.

Esterilidad. A pesar de cuanto se ha escrito en los últimos 25 años, todavía hay autores que parecen creer que aislamiento reproductivo y esterilidad son términos sinónimos. Nada más lejos de la verdad. Conocemos un número creciente de especies simpátridas aisladas reproductivamente y que, sin embargo, no están separadas por una barrera de esterilidad. Por ejemplo, el ánade real, *Anas platyrhynchos* y el ánade rabudo, *Anas acuta*, son tal vez dos de los patos más comunes de agua dulce del hemisferio septentrional. El número total de la población de las dos especies puede exceder de 100 millones de individuos. Philipps (1915) mostró que, en cautividad, estas dos especies son completamente fecundas entre sí y que no existe ninguna reducción de fecundidad en las generaciones F_1, F_2 o F_3 ni en ninguno de los recruzamientos. Cabría esperar que se produjera en la naturaleza una plena hibridación entre estas especies, ya que sus márgenes de cría se superponen en gran parte. En el norte de Europa, Asia y Norteamérica, se encuentran nidos unos junto a otros en, literalmente, millones de lagunas, fangales y ensenadas; sin embargo, el número de híbridos que se encuentran entre las numerosas aves que se cazan cada año, no es sino uno por cada varios millares. Tampoco hay pruebas de que exista recruzamiento entre estos híbridos y las especies parentales. Evidentemente, pues, las dos especies no se mantienen distintas por una barrera de esterilidad, sino por algunos otros factores.

Se observa una fecundidad alta en los cruzamientos entre especies no sólo de patos y de otras familias de aves, sino de todo el reino animal. La idea de que los híbridos son siempre "mulas" estériles es completamente errónea. Entre las docenas de casos de especies que dan híbridos completamente fecundos publicadas en la literatura reciente, citemos unos cuantos: los peces *Notropis lutrensis* y *N. venustus* (Hubbs y Strawn, 1956), las moscas de agua *Chironomus tentans* y *C. pallidivittatus* (Beermann, 1952), las ranas *Rana nigromaculata* y *R. brevipoda* (Moriya, 1951), las salamandras *Taricha torosa* y *T. rivularis* (Twitty, 1959, 1961), los isópodos del grupo de la *Jaera albifrons* (Bocquet, 1953) *Drosophila bocainensis* y *D. parabocainensis* (Carson, 1954), las polillas *Celerio gallii* y *C. euphorbiae* (Bytinsky-Salz y Günther, 1930) y muchos otros casos de Sphingidae, Saturniidae y otras familias de polillas, las zorras árticas y rojas (varios investigadores), y muchos más. En las plantas, análogamente,

las especies simpátridas pueden conservar considerable fertilidad cruzada, sin perder su independencia genética (Stebbins, 1950; Epling, 1947a). Patterson y Stone (1952) señalan que grupos de especies muy semejantes morfológicamente y muy emparentadas se dan en muchas familias de animales y plantas y que puede darse o una considerable fecundidad o una completa esterilidad entre las especies que componen tales grupos. La fecundidad cruzada no significa coespecificidad.

Pruebas más decisivas de la importancia de otros mecanismos de aislamiento en los animales nos la ofrece la observación por naturalistas de campo de que los machos y hembras de una especie se reúnen mediante estímulos sensoriales y que es sumamente raro que el macho de una especie llegue a copular con la hembra de otra especie. La barrera de esterilidad, aunque exista, es raro que se ponga a prueba.

Aislamiento geográfico. Es completamente imposible discutir inteligentemente la naturaleza y origen de los mecanismos de aislamiento, si se incluye entre ellos un elemento, tan extraño como el aislamiento geográfico. El término aislamiento se refiere a dos fenómenos muy distintos, el aislamiento espacial y el aislamiento en la reproducción (Mayr, 1959a). El término "mecanismos de aislamiento" se refiere sólo a las propiedades de poblaciones de especies que sirven para salvaguardar el aislamiento reproductivo. A fin de excluir fenómenos extraños a la categoría de los mecanismos de aislamiento interesa definirlos con precisión: *los mecanismos de aislamiento son propiedades biológicas de los individuos que impiden que se crucen poblaciones actual o potencialmente simpátridas.* Esta definición excluye claramente el aislamiento geográfico. La bahía de San Francisco, que mantiene a los presos de Alcatraz aislados de los restantes habitantes de California, no es un mecanismo de aislamiento; tampoco lo es una montaña o un río que separe dos poblaciones, que de otro modo podrían cruzarse. Los mecanismos de aislamiento tienen siempre una base parcialmente genética, aunque algunos componentes del aislamiento por conducta puedan reforzarse por condicionamiento.

Clasificación de los mecanismos de aislamiento

Virtualmente todo autor que haya escrito sobre mecanismos de aislamiento en los últimos 25 años, ha propuesto una clasificación. Todas, en conjunto, son bastante similares. Mi clasificación (Tabla V-1) ordena los mecanismos en la secuencia en que han de vencerse las barreras. Evito los términos "genético" o "fisiológico", porque los factores genético y fisiológico desempeñan un papel en cada una de las siete subdivisiones principales.

En la gran mayoría de los animales, se desconoce aún cuáles son los

TABLA V-1. *Clasificación de los mecanismos de aislamiento*

1. Mecanismos que impiden los cruzamientos interespecíficos (mecanismos precopulación):
   a) Las parejas potenciales no se encuentran (aislamiento estacional y de habitat);
   b) Las parejas potenciales se encuentran pero no copulan (aislamiento etológico);
   c) La copulación se intenta pero no se produce transferencia de esperma (aislamiento mecánico).
2. Mecanismos que reducen el pleno éxito de los cruzamientos interespecíficos (mecanismos postcopulación):
   a) Se produce la transferencia de esperma pero el huevo no se fecunda (mortalidad gamética);
   b) El huevo se fecunda pero muere el cigote (mortalidad cigótica);
   c) El cigote produce un híbrido F_1 de viabilidad reducida (inviabilidad del híbrido);
   d) El cigote híbrido F_1 es completamente viable pero parcial o completamente estéril o produce F_2 deficientes (esterilidad híbrida).

mecanismos de aislamiento concretos que impiden que se crucen con las especies más próximas. Así es, en especial, para la mayoría de los invertebrados inferiores y de los protozoos. El naturalista, el citólogo, el genético tienen un campo ilimitado donde hacer descubrimientos.

Los numerosos mecanismos se pueden agrupar en dos clases muy diferentes (Mayr, 1948); por una parte tenemos los que impiden las copulaciones interespecíficas y se denominan "mecanismos precopulación" (Mecham, 1961); por otra parte, tenemos los mecanismos que reducen el éxito de los cruzamientos interespecíficos "mecanismos postcopulación" (Mecham, 1961). Hay una diferencia fundamental entre los dos tipos: los mecanismos precopulación impiden que se malgasten gametos y por este motivo son muy susceptibles de ser mejorados por selección natural; los mecanismos de postcopulación no impiden que se malgasten gametos y su perfeccionamiento por selección natural es difícil e indirecto. Una comprensión clara de esta diferencia tiene la mayor importancia para entender el origen de los mecanismos de aislamiento (Capítulo XVII).

Impedimento de los cruzamientos interespecíficos (*mecanismos de precopulación*)

Esta categoría incluye el aislamiento estacional y de habitat, el aislamiento etológico y el aislamiento mecánico.

Aislamiento de habitat (ecológico)

Cuando menos frecuentemente se encuentren un macho y una hembra, tanto menos probable es que se crucen. De este modo la selección de

habitat constituye un mecanismo de aislamiento muy eficaz. Donde especies simpátridas muy emparentadas muestren exclusión de habitat, el hecho exalta eficazmente otros mecanismos de aislamiento. Todo naturalista puede citar centenares de ejemplos. Varias especies muy relacionadas de ardillas (*Eutamias*) de California están separadas en habitats distintos, en la zona de contacto (Johnson, 1943). El tipo de suelo parece constituir un mecanismo importante de aislamiento entre dos especies de sapos *Scaphiopus* (Wasserman, 1957). En los *Bufo americanus* y *B. fowleri*, Blair (1942) observó que, donde las dos especies se superponen, con frecuencia existe preferencia diferencial para los lugares de cría:

> *Bufo fowleri* utiliza lagunas, ciénagas y grandes depósitos de agua de lluvia como lugares de cría, pero no lo hace en los charcos someros ni en los de arroyos que usa mucho *B. americanus*. *B. fowleri* cría en las aguas tranquilas de los arroyos, donde rara vez o nunca lo hace *B. americanus*. *Bufo fowleri* se ha recogido cerca de Wilberton, Oklahoma, el 26 de mayo de 1939 donde estaba criando en una ensenada. *B. americanus*, 8 de abril de 1940, criaba en todos los lagunajos de lluvia someros y no se encontró ni un solo sapo a lo largo de la ensenada que sólo estaba alejada un centenar de metros de los charcos.

La exclusión de habitat entre especies próximas se conoce por los naturalistas desde tiempos de Darwin (por ejemplo, véase Steere, 1894).

La segregación de habitat es con frecuencia muy pequeña en términos de distancia. La situación de los fondos de desove en los peces de río está determinada no sólo por la naturaleza del sustrato (grava, arena, cieno), sino también por la velocidad de circulación del agua y por otros factores. Un súbito cambio de gradientes en el lecho de una ensenada puede hacer que los lugares de desove de dos especies normalmente bien separadas se junten tanto que el esperma de una especie se vea arrastrado a los nidos de la otra y provoque una hibridación interespecífica (Trautmann, comunicación por carta).

Dos especies íntimamente emparentadas de libélulas se superponen ahora en Florida central septentrional, ya que la barrera de aislamiento se rompió a fines del Pleistoceno. En la zona de superposición, la especie nórdica, *Progomphus obscurus*, está restringida a los ríos y arroyos; la especie meridional, *P. alachuensis* habita los lagos (Byers, 1940). En las zonas montañosas, con frecuencia especies muy emparentadas están separadas por la altitud (véase Capítulo IV).

El aislamiento por el habitat no es un mecanismo de aislamiento muy eficaz en animales que se muevan mucho. En consecuencia, la rotura de los límites acusados entre habitats, debido al hombre y a otros trastornos, ha sido la causa de mucha hibridación simpátrida de animales (véase Capítulo VI). La segregación de habitat desempeña un papel mucho mayor

en las plantas (Stebbins, 1950). Aún no se ha estudiado su papel en el aislamiento de animales muy sedentarios o de animales que tienen exigencias edáficas muy específicas (por ejemplo, los animales del suelo) o en animales completamente sésiles, como en algunos invertebrados marinos.

Aislamiento estacional

Las diferencias en la estación de cría pueden impedir eficazmente el encuentro de individuos de diferentes especies. El aislamiento estacional es frecuente en las plantas (Stebbins, 1950) y también en los insectos y otros invertebrados (Emerson, 1949; véase también Capítulo XV). En la zona templada, las especies emparentadas de aves suelen poseer estaciones de cría que se superponen mucho. Sin embargo, es probable que las dos poblaciones terminales del caso famoso de la superposición circular del grupo *Larus argentatus* (Capítulo XVI), la gaviota argéntea *(argentatus)* y la gaviota más pequeña de espalda negra *(fuscus)* muestren algún aislamiento estacional. En una colonia estudiada por Paludan (1951), *argentatus* alcanza el período de máxima puesta de huevos a finales de abril y *fuscus* a mediados de mayo. Otros casos de aves en que la barrera estacional parece eficaz se han recogido por Mayr (1942:251).

Las barreras estacionales parecen especialmente frecuentes entre animales acuáticos. Ello se debe a dos factores: las temperaturas del agua son más estables que las del aire y el desarrollo embrionario puede ajustarse más a temperaturas definidas. Los dos factores combinados permiten una regulación estricta de la estación de cría. Mertens (1928) considera la estación de la cría como el principal factor de aislamiento entre *Rana ridibunda* y *R. esculenta* y entre los sapos *Bombina variegata* y *B. bombina*. Blair (1941) encuentra que el sapo *Bufo americanus* cría al comienzo de la primavera y *B. fowleri* después. Existe, sin embargo, una superposición a media estación, durante la cual se produce considerable hibridación en muchas localidades. Las cinco especies de ranas del este de Norteamérica (Moore, 1949) es probable que también tengan estaciones de cría que se superpongan mucho. El momento del desove en los peces, en particular en los de agua dulce, está regulado con frecuencia por las temperaturas del agua, y las estaciones de desove de especies íntimamente emparentadas pueden estar eficazmente separadas por la adaptación a distintas temperaturas de desove.

En gran parte, aún se desconoce la contribución real del aislamiento estacional al mantenimiento del aislamiento en la reproducción entre especies. En algunos casos, en los que se rompe el aislamiento estacional por anomalías climáticas, el aislamiento de reproducción se mantiene por otros factores. En el oeste del Canadá no se produce nada de hibridación

natural entre la oruga del enebro (*Choristoneura fumiferana*) y la oruga del pino (*C. pinus*) cuando las temperaturas anormalmente altas de un año hacen que salgan simultáneamente de los huevos. Una combinación de la distinta preferencia del huésped y de barreras de conducta mantienen el aislamiento (Smith, 1953, 1954). Observaciones semejantes se han hecho en otros casos, lo que sugiere que la función de las diferencias en la estación de cría es principalmente reducir la competición y permitir la adaptación óptima al nicho respectivo, más que impedir el cruzamiento.

No conozco ningún caso de dos especies que estén aisladas por la restricción de su período de galanteo a diferentes horas del día, es decir, en las que la preferencia para una intensidad dada de luz funcione como mecanismo de aislamiento. Sin embargo, hay pruebas de que *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis* difieren en sus preferencias por la hora de conjugación (Spieth, 1958), y diferencias semejantes se conocen en otros insectos y en especies de peces simpátridas muy emparentadas.

Barreras etológicas (restricción de la conjugación al azar)

Las barreras etológicas ante la conjugación al azar constituyen la clase máxima y más importante de los mecanismos de aislamiento en los animales. La palabra "etológica" (procede del griegos *ethos* = costumbre) se refiere a las pautas de conducta. Así pues, los mecanismos del aislamiento etológico son barreras opuestas a la conjugación por incompatibilidades de conducta. Los machos de toda especie tienen galanteos específicos, es decir, manifestaciones a las que, en conjunto, sólo responden las hembras de la misma especie. La reacción específica de machos y hembras entre sí, con frecuencia se expresa, de modo poco riguroso, como "reconocimiento de especie". Este término conduce a error, ya que implica consciencia, un nivel de función cerebral más alto del que se consigue en animales inferiores (véase también Spurway, 1955). Más bien estos mecanismos de aislamiento funcionan del modo siguiente.

En la mayoría de los animales, es el macho el que busca activamente la pareja. Habitualmente se le puede estimular con facilidad por objetos a veces del todo inapropiados. Pero cuando no recibe respuestas adecuadas del socio de su juego, o es rechazado activamente, su impulso de despliegue de galanteo se extingue pronto. En consecuencia, si el despliegue de galanteo del macho encuentra un individuo de una especie distinta, o un macho de la propia especie, lo interrumpe antes o después. Si el macho encuentra una hembra no receptiva, sucede lo mismo, tal vez después de más tiempo. Sin embargo, si el macho encuentra una hembra receptiva de su propia especie, recibe suficiente estímulo de ella para proseguir su despliegue de galanteo hasta que la hembra pase el umbral de la disposición a la conjugación. Por término medio, este umbral es mucho

más alto en las hembras que en los machos. Así pues, el "reconocimiento de especie" es, simplemente el intercambio de estímulos apropiados entre macho y hembra para asegurar la conjugación de individuos coespecíficos e impedir la hibridación de individuos que pertenezcan a especies diferentes.

Por este motivo, el aislamiento etológico está basado en la producción y recepción de estímulos por la pareja de individuos de dos sexos. ¿Qué son estos estímulos que aseguran la conjugación de individuos coespecíficos? Ha existido siempre literatura sobre el tema, desde que han existido relatos populares y naturalistas observadores. A ellos pertenece el canto del ruiseñor, así como el pavoneo del pavo real. Conviene clasificar estos dispositivos etológicos por el principal órgano de los sentidos que se implique.

Estímulos visuales. La importancia del color y de la forma en la vida reproductora de animales con vista, se conoce de antiguo por los naturalistas, pero su funcionamiento como mecanismo de aislamiento etológico sólo se ha reconocido recientemente. Desempeña un papel en todos los animales con ojos bien desarrollados, como son las aves, ciertos peces, muchos insectos y arañas e incluso las jibias. La mayoría de nuestra información en este campo consiste en observaciones e inferencias y sólo recientemente se ha suplementado por experimentación.

Mucha literatura corriente en el campo de la conducta animal (etología) se ocupa del análisis de las pautas de galanteo, todas las cuales sirven en último término, directa o indirectamente, como mecanismos de aislamiento. Existen numerosos artículos sobre este tema en cada volumen de *Behaviour* y de *Zeitschrift für Tierpsychologie*. Algunos aspectos de la conducta que funcionan en los mecanismos de aislamiento, han sido resumidos recientemente por Lorenz (1950), Tinbergen (1948, 1951, 1960), Hinde y Tinbergen (1958), Hinde (1959) y Spieth (1958). Las diferencias visualmente perceptibles entre especies íntimamente emparentadas pueden radicar en el color, manera de disponerse éste, forma, movimiento o una combinación de varias de estas diferencias. No es fácil determinar la contribución al aislamiento reproductivo de cada una de estas diferencias específicas. Si el aislamiento reproductivo entre *Drosophila melanogaster* y *D. simulans* es el mismo a la luz que en la oscuridad (Manning, 1959a; Fig. V-I) se está intentando sacar la conclusión de que los estímulos ópticos tienen menor importancia. Hay, sin embargo, varias especies de *Drosophila* en las que los machos no cortejan en la oscuridad (Spieth y Hsu, 1950). Si dos especies simpátridas de peces cíclidos tienen movimientos de galanteo idénticos, se supone que la marcada diferencia de color es la causa del aislamiento reproductivo, a no ser que tengan importancia diferencias químicas o de otro tipo.

El análisis resulta particularmente difícil porque las señales que fun-

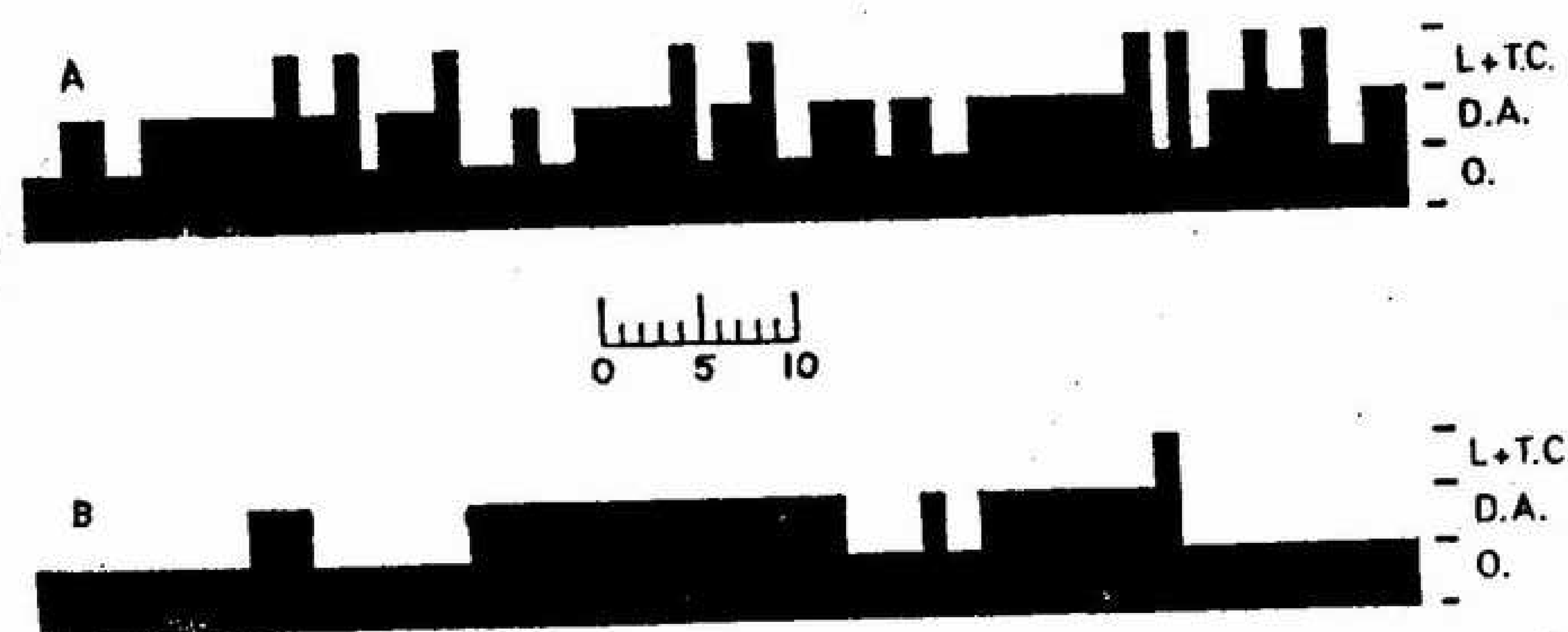


FIG. V-1. Diferencias cuantitativas en los principales componentes del galanteo de dos especies gemelas de *Drosophila*. *A* = *D. melanogaster*, *B* = *D. simulans*. La serie va de izquierda a derecha y la escala muestra unidades de tiempo de 1,5 segundos. La altura de las columnas negras indica el elemento de galanteo que se efectúa. El nivel inferior es *O* (orientación); el nivel medio, *D. A.* (despliegue de las alas), y el nivel más alto, *L* + *T. C.* (lameteo y tentativa de copulación). (Según Manning, 1959a.)

cionan como mecanismo de aislamiento sirven también a otras funciones (Tinbergen, 1954): 1) para advertir la presencia de una pareja potencial; 2) para sincronizar actividades de copulación; y 3) para suprimir las tendencias a huir o a atacar en la pareja sexual. La función de aislamiento no puede separarse de las otras tres funciones. De hecho, pudiera llegarse a pensar que sólo las señales apropiadas, específicas de especie, permiten cumplir con éxito las funciones 1), 2) y 3) y que, por ello, estas señales funcionan automáticamente como mecanismos de aislamiento. Entre los estudios recientes de los estímulos visuales cambiados por parejas potenciales hay que señalar los de Lorenz (1941) sobre patos, Hinde (1955) sobre pinzones, Tinbergen (1959) sobre gaviotas, Seitz (1951) y Baerends y Baerends (1950) sobre un pez cíclido. Crane (1948-1950) y Drees (1952) sobre arañas saltícidas, Crane (1957) y Altevogt (1957) sobre cangrejos y L. Tinbergen (1939) sobre la sepia. Tal vez los análisis más cuidadosos y detallados sean los de Clark, Aronson y Gordon (1954) sobre peces xifoforinos. Puede verse más bibliografía en Mayr (1958), Hinde (1959) y Hinde y Tinbergen (1958).

Habitualmente se ponen en uso estímulos visuales junto con estímulos auditivos, táctiles o químicos. Sin embargo, es cierto que los otros estímulos tienden a estar menos desarrollados cuando predominan los estímulos visuales. Los naturalistas han observado desde antiguo que las aves más hermosas tienen cantos insignificantes y viceversa. Sin embargo, el número de excepciones es demasiado grande para aceptar la observación como ley general. Uno de los cantos más insignificantes que pueda susurrar un ave es el del gorrión de Henslow (*Passerherbulus henslowii*), especie que igualmente tiene un color insignificante. Los miembros de la familia del cardenal (Cardinalinae), el cardenal, el cardenal de pecho rosa, la calan-

dria índigo y sus parientes, no sólo son hermosos sino excelentes cantadores. Lo mismo puede decirse de las dos familias de oropéndolas (Oriolidae, Icteridae). La mayor parte de las aves del paraíso no solamente tienen un plumaje exquisito, sino también voces fuertes y en algunos casos muy melodiosas. El ave que tal vez sea el vocalista mejor dotado del mundo, el pájaro lira australiano (*Menura superba*), tiene a la vez despliegues notorios y plumas maravillosas. La correlación entre un intenso desarrollo de un tipo de estímulos y el desarrollo débil o la ausencia de otros estímulos es, pues, incompleta.

Las señales luminosas que emiten luciérnagas machos (coleópteros de la familia Lampyridae) tal vez sean los mecanismos de aislamiento más notables. Difieren en el compás (Fig. III-3) y color, que puede ser blanco claro, azulado, verdoso, amarillo, anaranjado o rojizo. Algunas especies emiten destellos extraordinariamente brillantes, y otros crepusculares. Numerosas especies gemelas del género *Photuris* se descubrieron por diferencias en sus destellos luminosos (Barber, 1951). Los estímulos producidos por las hembras son igualmente específicos, como lo indica la conducta de los machos (Schaller y Schwalb, 1961).

Estímulos auditivos. Los cantos, llamadas y otras señales acústicas tienen una precisión y especificidad que muy bien pueden constituirse en mecanismos de aislamiento incluso más apropiados que los visuales. Trabajos recientes indican que así sucede, con seguridad, en los anuros (ranas y sapos) y en la mayoría de los ortópteros. Los sonidos específicos de especies desempeñan también un papel importante en el galanteo de las aves (Marler, 1960) y de ciertos dípteros. Las hembras pueden no aceptar la copulación hasta que se estimulen por la conveniente vibración del ala del macho coespecífico en los mosquitos (Roth, 1948), *Drosophila* (Spieth, 1952) y *Glossina* (Vanderplank, 1948). Todo canto o notas de llamada son específicas en todas las aves, tal vez con la excepción de las que tienen una vocalización rudimentaria (ciertos buitres, salanganas, cigüeñas, etcétera). Con frecuencia es más fácil identificar un ave por su canto que por los caracteres visuales de sus plumas. La hembra, durante el emparejamiento, es atraída hacia los lugares de estación por los machos canoros de su especie. En los lugares donde entran en contacto los habitats de dos especies muy semejantes de ardillas chipmunks de California (*Eutamias sonomae* y *E. townsendi siskiyou*), una especie se distingue fácilmente de la otra por su nota de llamada (Miller, 1944a). En conjunto, no podemos considerar las llamadas como un mecanismo de aislamiento que tenga la misma importancia en los mamíferos, y, sin embargo, el "lenguaje" muy elaborado de mamíferos acuáticos (ballenas, delfines) puede, en parte, servir a esta función. La discriminación de especies por el sonido puede estar muy extendida en el reino animal. Se ha

demostrado recientemente para dos especies de peces del género *Notropis* (Delco, 1960).

El progreso tecnológico en el registro de sonido ha estimulado mucho la investigación en este campo (Lanyon y Tavolga, 1960). La posibilidad de trasladar sonidos variables en "espectros" de sonidos visibles, permite medir y describir con precisión. Hoy se dispone de los de casi todos los anuros de Norteamérica (Blair, 1958a; Bogert, 1960) y de muchas especies australianas (Main, Lee y Littlejohn, 1958). Los llamamientos de todas las especies difieren, en uno o en varios caracteres, de los de las especies simpátridas próximas y se acumulan datos de que las hembras se dirigen hacia los machos coespecíficos (por ejemplo, Blair, 1958b; Littlejohn y Michaud, 1959; Mecham, 1961). Sin embargo, esto no impide una extensa hibridación, por ejemplo, entre *Bufo woodhousei* y especies de complejo *B. americanus*, que difieren considerablemente en sus llamadas (Capítulo VI).

Los estímulos auditivos tienen particular importancia entre los Orthoptera (Alexander, 1960). Casi todas las especies poseen su canto específico de especie. Jacobs (1950) muestra que estos cantos y las formas de galanteo en que los cantos se integran, ofrecen, a veces, una clave mejor para entender el parentesco que los caracteres morfológicos. Zippelius (1949) ha analizado detalladamente la función del canto en los saltamontes. En el grillo *Gryllus campestris,* las hembras buscan los machos que chirrían. Las hembras privadas de su órgano auditivo (timpánico) ignoran los machos que cantan. Órganos de los sentidos adicionales desempeñan un papel en los machos, como lo prueba el hecho de que los machos sin antenas reaccionan frente a las hembras como si éstas fueran machos rivales, en tanto que los machos ciegos galantean y copulan normalmente (Alexander, 1962). En el género *Metrioptera,* tres especies simpátridas difieren notoriamente en sus cantos. Las hembras no reaccionan al chirriar de un macho de una especie diferente. Las hembras receptivas se acercan a los machos mientras éstos efectúan su chirrido, pero se detienen cuando el macho interrumpe su canto. Se han descubierto varios casos de especies gemelas en Orthoptera y Homoptera debido a que difieren en su canto, por ejemplo, en los géneros *Magicicada, Nemobius, Oecanthus,* y *Gryllus* (véase Capítulo III). El excelente inventario efectuado por Faber (1953) de las señales acústicas y ópticas de Orthoptera, constituye la revisión más completa de los mecanismos de aislamiento auditivos hecho en un grupo de animales. La importancia del sonido en el aislamiento reproductivo de dos especies de cigarras *(Magicicada)* fue establecido por Alexander y Moore (1962).

Estímulos químicos. Los estímulos químicos, que actúan a distancia ("olfativos") o por contacto, sirven también como mecanismos aisladores. Parecen particularmente importantes entre los mamíferos (excepto en los primates superiores) y en algunos grupos de insectos. La mayoría de los naturalistas conocen que una hembra de polilla recién salida del huevo puede atraer machos que disten muchos centenares de metros, tal vez kilómetros. Como la nariz humana es poco sensible, el estudio de los mecanismos de aislamiento químico resulta bastante difícil. El modo experimental de abordar el problema consiste en eliminar los estímulos visuales, auditivos y los restantes no químicos, y someter a prueba a individuos a los que se priva de un determinado órgano sensorial tras otro. Por ejemplo, la amputación de las antenas disminuye mucho la capacidad de las hembras *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis* de distinguir los machos de la propia especie ajena (Mayr, 1950b). La misma operación ejerce poco efecto sobre las hembras de *D. melanogaster* y *D. simulans* (Manning, 1959a,b), que, al parecer, diferencian por quimorreceptores de contacto, como muchas otras especies de *Drosophila* (Spieth, 1952). Los machos de la avispa parásita *Habrobracon* a los que se amputan las antenas, dejan de excitarse en presencia de hembras. Sin embargo, la copulación se efectúa normalmente si incidentalmente tales machos tocan hembras (Grosch, 1947), y lo mismo sucede en varias especies de cucarachas. Las avispas y abejas mayores, al parecer, también atraen a las hembras y se excitan por varios olores, pero no hay pruebas suficientes de que sean específicos de especie (Kullenberg, 1956,1960). Se han hecho muchos trabajos sobre la naturaleza química de los olores que atraen al otro sexo en los insectos (Karlson y Butenandt, 1959; Jacobson, Beroza y Jones, 1960), pero hay pruebas de que, con frecuencia, son también atraídos machos de otras especies y que la fecundación cruzada se impide por mecanismos adicionales de aislamiento (Lepidoptera, Gotz, 1951; Saturniidae, Schneider, 1962; Blattidae, Barth, 1961). En algunas cucarachas (Blattidae) la estimulación y el reconocimiento sexuales parecen depender del contacto (Roth y Willis, 1952, 1954), y en este contacto la quimorrecepción, al parecer, sirve como mecanismo de aislamiento. Los individuos pueden distinguir entre estímulos recibidos de su propia especie y los recibidos de otras. Asimismo, en ciertas familias de arañas desempeña un papel la estimulación química (Kaston, 1936). Los estímulos de contacto tienen importancia en muchos grupos de especies de *Drosophila,* en los que los machos "golpetean" a las hembras con sus patas anteriores, y la continuación y el éxito del galanteo dependen de los estímulos químicos intercambiados durante dicho "golpeteo" (Spieth, 1952,1958).

Los estímulos químicos tienen, al parecer, importancia predominante en el desove de muchos organismos marinos. En el poliqueto *Grubea clavata* hay una estimulación mutua interesante. Las hembras maduras ponen ovoproteína en el agua, que induce a alguna eyección de espermatozoide por los machos. En el líquido espermático existe una sustancia sexual (que puede separarse de los espermatozoos por centrifugación) que

induce a las hembras a desovar. El desove, a su vez, va seguido de esperma. La sustancia sexual es específica del género y probablemente también específica de especie (Hauenschild, 1951). Tales sustancias sexuales específicas de especie probablemente son los mecanismos de aislamiento más importantes en los invertebrados marinos con fecundación externa, aunque hay también numerosos dispositivos que garantizan el más íntimo contacto de los machos y hembras coespecíficos durante el desove (Thorson, 1950). Sin embargo, la fecundación interna está difundida en los invertebrados marinos incluyendo todos los prosobranquios superiores, todos los opistobranquios y cefalópodos, la mayoría de los crustáceos y algunos poliquetos *(Capitella)*, y ofrece un premio selectivo al desarrollo de mecanismos de aislamiento etológicos.

El funcionamiento de mecanismos de aislamiento etológicos. El análisis del galanteo animal por los investigadores de la conducta (Tinbergen, 1951; Spieth, 1958) descubre que el galanteo es un intercambio de estímulos entre los machos y las hembras hasta que ambos han alcanzado un estado de madurez fisiológica en que puede producirse con éxito la copulación. Casi invariablemente, el macho es más activo en el galanteo y, virtualmente en todo caso, diferencian menos. Esta diferencia de los sexos se ve favorecida por la selección natural, debido a que la gran provisión de espermatozoos permite que un macho (en especies que no forman parejas) insemine muchas hembras, en tanto que la hembra posee una provisión limitada de óvulos y tienen gran valor selectivo que puedan ser fecundadas de tal modo que se produzcan cigotes de óptima adecuación. Cuanto más lenta sea una hembra en aceptar un macho, tanto mayor oportunidad tiene de discriminar y menor riesgo de producir descendencia no viable (Richards, 1927; Batteman, 1948). Un caso extremo nos lo ofrecen las moscas del género *Sarcophaga* cuyos machos montan, casi indiscriminadamente, los individuos (machos o hembras) de la propia especie, de otras especies del género, e incluso de otros géneros que se reúnan en busca de la misma provisión de alimento. Al parecer, es exclusivamente la hembra la que determina el cumplimiento de la copulación (Thomas, 1950).

La falta de discriminación de los machos no es en modo alguno siempre tan grande como en *Sarcophaga*. Los machos de muchas especies de *Drosophila* sólo galantean superficialmente a las hembras de especies próximas, como observó Spieth (1952) en el grupo *Drosophila virilis*. El galanteo se rompe o al comienzo mismo o más tarde, según la discrepancia de la estimulación recíproca. Los machos sólo cortejaron insistentemente a hembras en tres o en el mejor de los casos en cinco de los 30 cruzamientos heterogámicos posibles entre seis especies del grupo *Drosophila willistoni*. En las otras 25 a 27 combinaciones el macho interrumpió el galanteo mucho antes de alcanzar la fase de intentar la copulación (Spieth, 1949).

En las mariposas se puede observar en el campo con frecuencia machos que cortejan a hembras de otra especie. Sin embargo, estos galanteos casi invariablemente se interrumpen, antes o después, sin que se intente la copulación.

Las incompatibilidades de galanteo pueden observarse especialmente bien cuando, en cautividad, el macho de una especie se reúne con la hembra de una especie distinta sin dar oportunidad a la selección de pareja. En tales casos, a veces puede observarse que el galanteo se interrumpe una y otra vez a pesar del fuerte impulso sexual que muestran macho y hembra, debido a que uno de ellos (habitualmente la hembra) no responde adecuadamente a un estímulo presentado por la pareja. En condiciones naturales esto supondría el término del galanteo.

Un mecanismo de aislamiento rara vez es cuestión de todo o nada. Se ha observado por varios investigadores del galanteo de *Drosophila* que, por ejemplo, la pauta básica del galanteo es la misma en especies muy emparentadas. Las diferencias son cuantitativas más que cualitativas, y, sin embargo, tales diferencias cuantitativas bastan, al parecer, para impedir la sincronización adecuada que permita la copulación. La naturaleza cuantitativa de las diferencias del galanteo ha sido también registrada para el ánade real *(Anas platyrhynchos)* y el negro *(A. rubripes)* (Johnsgard, 1960b), y parece que constituye la regla en muchas especies emparentadas (Hinder, 1959). La relación se ha analizado muy bien en *Drosophila*. Los machos del mutante amarillo (yellow, *y*) de *Drosophila melanogaster*, que se discriminan intensamente en contra por las hembras, despliegan un tiempo distinto del de los machos normales (Tabla V-2). Los componentes de "baja motivación" del galanteo ocupan una fracción del galanteo mucho mayor que en machos normales (Bastock, 1956). Los machos amarillos

TABLA V-2. *Longitud del tiempo medio del acometimiento (en segundos) en* Drosophila melanogaster (según Bastock, 1956)

Actividades	*Machos amarillos*	*Machos de tipo salvaje*
Alta motivación (vibración y lameteo)	4,35	5,85
Baja motivación (orientación)	10,35	8,25

tienen mucho menos éxito en la copulación en presencia de machos normales, pero en ausencia de ellos tienen un elevado porcentaje de inseminaciones. Bösiger (1960), en una serie de investigaciones, encontró igualmente que, entre los machos concurrentes de *Drosophila melanogaster*, los que poseen el máximo impulso sexual consiguen con máxima frecuencia

inseminar hembras, cualquiera que sea su propia constitución genética y la de las hembras. Los machos heterocigotes de estirpes puras de laboratorio, tienen tanto éxito como las estirpes de tipo salvaje. Mutantes como bermellón y cinabrio por lo demás isogénicos con troncos de tipo salvaje, tienen el mismo éxito que los machos de tipo salvaje. No hay ninguna prueba de homogamia. Todo confirma la conclusión de que el aislamiento etológico es el resultado de una interacción entre estímulos externos y la totalidad de impulsos internos. Si no se dispone de la pareja sexual apropiada, el impulso continúa hasta que se logra disponerla a la copulación, aunque sea mediante un estímulo muy inadecuado. Esto explica la frecuencia creciente de híbridos cerca de la periferia del margen de la especie, donde ciertos individuos (particularmente hembras) no logran encontrar la pareja sexual coespecífica (véase Capítulo VI).

La importancia relativa de los mecanismos de aislamiento etológicos para impedir la hibridación, se descubre en los géneros de animales en los que la hibridación es relativamente frecuente. Se ha mostrado por Blair (1941) en *Bufo* y por Hovanitz (1948a) en las especies de mariposas *Colias philodice* y *eurytheme* y por Sweadner (1937) en la polilla *Platysamia* que los mecanismos de aislamiento etológicos son débiles en estos tres géneros. El aislamiento de estas especies íntimamente emparentadas suele mantenerse por otros mecanismos. Estos últimos, por ser menos eficaces que el aislamiento etológico, se rompen con más facilidad y se traducen en una frecuencia anormal de híbridos.

Aislamiento mecánico. Poco después del descubrimiento de las numerosas diferencias estructurales en las armaduras genitales de diferentes especies de insectos, afirmó Dufour (1844) que estas armaduras actúan como una cerradura y la llave, lo que impide la hibridación entre individuos de diferentes especies. Hay pruebas circunstanciales de observaciones en apoyo de esta noción. Sturtevant, Stalquer y Spieth han mostrado que los cruzamientos interespecíficos en *Drosophila* pueden causar lesiones e incluso la muerte a los participantes y lo mismo puede decirse en *Glossina* (mosca tsétsé). Otros mecanismos de aislamiento probablemente impiden tales cruzamientos interespecíficos en la naturaleza.

La barrera mecánica formada por incompatibilidades del aparato copulador, tal vez constituya un importante mecanismo de aislamiento en los caracoles pulmonados. Por ejemplo, Webb (1947) ha mostrado que, en la subfamilia Polygyrinae de los caracoles poligíridos, la estructura complicada de los genitales impide la copulación interespecífica. En la subfamilia íntimamente emparentada Triodopsinae, los genitales son de una estructura sencilla y en este grupo se han registrado cruzamientos interespecíficos. En *Cepaea*, una combinación de barreras etológicas y mecánicas suele impedir la copulación entre las especies *hortensis* y *nemoralis*.

El aislamiento mecánico se ha considerado desde antiguo como el mecanismo de aislamiento más eficaz, en particular cuando se ha observado lo extendidas que están las diferencias genitales en varios órdenes de insectos. Sin embargo, Karl Jordan (1905), después de extensos y detallados estudios, saca la conclusión de que la hipótesis de Dufour no es válida. Entre 698 especies de Sphingidas examinadas, 48 no diferían en los genitales de las de otras especies de la familia, en tanto que, en el 50 por ciento de las especies con variación geográfica de color existía también variación geográfica en la estructura de las armaduras genitales. Desde entonces se ha acumulado mucha nueva información que confirma la escasa importancia de las armaduras genitales como mecanismo de aislamiento (véase Goldschmidt, 1940 y Dobzhansky, 1951). Por ejemplo, Behim (1942) mostró que, en los escarabajos carábidos, pueden producirse híbridos incluso por especies con fórceps muy distintos, como por ejemplo, *Carabus coriaceus* y *C. violaceus*. En las mariquitas del género *Hippodamia*, pueden producirse fácilmente híbridos entre especies que muestran acusadas diferencias en los genitales (Shull, 1946). Rosen y Gordon (1953) llegaron a la misma conclusión para peces poecílidos, Kullenberg (1947) para los hemípteros, Kunze (1959) para los homópteros, Gering (1953) para las arañas agelénidas y Edgren (1953) para los hemipenes de serpientes. En algunas especies de insectos un fuerte polimorfismo en la estructura de las armaduras genitales de los machos no se traduce en incompatibilidades.

El estudio experimental más completo del aislamiento mecánico se ha hecho por Sengün (1944). Separó o alteró quirúrgicamente muchas partes de las armaduras genitales masculinas de *Bombyx mori* y observó que la copulación y fecundación eran normales, excepto cuando partes del pene mismo se amputaban. Registró cruzamientos entre diferentes especies, géneros e incluso familias de Lepidoptera que se produjeron bien, aunque las estructuras escleróticas de los genitales eran, a veces, muy distintas. La conclusión de todos estos estudios es que el aislamiento mecánico desempeña un papel secundario como mecanismo de aislamiento en la mayoría de los grupos de animales.

La verdadera significación de las diferencias en los genitales es, probablemente, la siguiente. El aparato genital es una estructura muy complicada, ya que es el subproducto pleiotrópico de muchos genes de la especie. Todo cambio en la constitución genética de la especie puede traducirse en un cambio incidental en la estructura de los genitales. Como estructuras internas, están menos sometidas a las influencias correctoras de la selección natural que los componentes del fenotipo externo, siempre que no esté descompensada la función básica de la transferencia de gametos.

CRUZAMIENTOS INTERESPECÍFICOS FRACASADOS (MECANISMOS POST-COPULACIÓN)

Las barreras ecológicas y etológicas en los animales son muy eficaces, y en la mayoría de los casos, impiden cruzamientos interespecíficos. Sin embargo, si fracasa el primer tipo de barreras, una segunda serie de ellas puede impedir que se produzca la hibridación, aunque no el que se malgasten gametos. Las parejas potenciales llevan a término la copulación, pero no se produce descendencia, o la descendencia posee menor viabilidad o fecundidad. Este segundo grupo de mecanismos de aislamiento puede clasificarse (en parte, según Patterson y Stone, 1952) en cuatro categorías.

Mortalidad gamética. El esperma puede encontrar una reacción antigénica en el tracto genital de la hembra y ser inmovilizado y muerto antes de haber tenido probabilidad de alcanzar los óvulos. Patterson observó que se produce una "reacción de inseminación" en muchas especies de *Drosophila*, lo que da lugar a una enorme hinchazón de las paredes de la vagina y a la consiguiente muerte de los espermatozoos. Esta reacción de inseminación está muy extendida en el género *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952:361-383), pero no se sabe con qué frecuencia se produce en otros géneros. Se pueden también producir reacciones antigénicas, aunque no haya pruebas de una reacción de inseminación notoria. Kosswig y Sengün (1945) observaron que el esperma en cruzamientos interespecíficos tenía menos éxito que el esperma coespecífico al fecundar hembras de ciprinodontos (*Xiphophorus*). Dobzhansky (1947b) observó igualmente que los cruzamientos entre *D. pseudoobscura* y *D. permisilis* eran menos fecundos que los cruzamientos intraespecíficos. La hembra *pseudoobscura*, después de una sola inseminación por un macho *pseudoobscura*, se mantiene fecunda durante 12,6 ± 1,9 días; copulada con un macho *persimilis*, sólo durante 9,2 ± 1,4 días; recíprocamente, las cifras son 9,7 y 5,4 días. El número de descendencia se reduce de modo correspondiente (Tabla V-3). En otros casos el espermatozoo muere porque no puede atravesar la membrana del huevo de especie distinta.

Un tipo muy distinto de mortalidad gamética se produce en una especie con fecundación externa. Un macho con gónadas no funcionales, pero con conducta sexual normal (por ejemplo un híbrido F_1 estéril) puede inducir a que desove una hembra. Sus óvulos (sin fecundar) morirán, naturalmente. Como ha demostrado plausiblemente Volpe (1960) para las especies de sapos *Bufo fowleri* y *B. valliceps*, esta mortalidad conducirá eventualmente a una disminución en el aislamiento reproductivo de las dos especies (véase también Capítulo XVII).

TABLA V-3. *Número de descendientes después de una sola inseminación de* Drosophila (según Dobzhansky, 1947)

Macho	*Hembra*	
	pseudoobscura ♀	*persimilis* ♀
pseudoobscura ♂	269,5 ± 33,4	99,5 ± 10,6
persimilis ♂	156,3 ± 27,6	235,2 ± 24,9

Mortalidad cigótica. El desarrollo de un óvulo híbrido fecundado es con frecuencia irregular y el desarrollo puede cesar en toda fase entre la fecundación y el estado adulto. Los detalles y causas de esta incompatibilidad se describen a fondo en los manuales de embriología, citología y genética (por ejemplo, véase Dobzhansky, 1937, 1951).

Inferioridad de los híbridos. En muchos híbridos animales que se producen en la naturaleza, se ha observado que no dejan descendencia, aunque parecen poseer algún vigor híbrido somático y son plenamente fecundos (poseen óvulos o espermatozoos normales). La explicación parece ser que la conducta y la ecología son intermedias entre las dos especies parentales y por ello se discriminan en contra durante la formación de parejas. Esta inferioridad híbrida se ha estudiado muy poco (¡es muy difícil de estudiar!), pero puede muy bien ser la causa para la pequeña cantidad de la introgresión en grupos (como los patos), en los que los híbridos con frecuencia son plenamente fecundos.

Esterilidad de los híbridos. Los híbridos de especies tienen una fecundidad considerable o completa en algunos grupos de animales, pero son más o menos estériles en otros. Las razones citológicas y genéticas para que así suceda, se han estudiado de modo excelente por White (1954) y por Dobzhansky (1951). Hay una revisión detallada de la esterilidad de los híbridos en *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952), pero pocos investigadores han cruzado sistemáticamente todas las especies disponibles de un género y han determinado su fecundación cruzada. Así se ha hecho para varias familias de aves (Gray, 1958) y para los sapos americanos *Bufo* (Blair, 1959). Otros aspectos de la hibridación se discutirán en los Capítulos VI y XIII.

LA COOPERACIÓN DE LOS MECANISMOS DE AISLAMIENTO

El cruzamiento de especies simpátridas íntimamente emparentadas de animales suele impedirse por toda una serie de factores ecológicos, de conducta y citogenéticos, habitualmente varios para cada par de especies. Con frecuencia un factor es el dominante, como lo son los estímulos acústicos en ciertos saltamontes, cigarras y mosquitos, las sustancias sexuales en Lepidoptera y en ciertos organismos marinos, y los estímulos visuales en ciertas aves, peces o insectos. La barrera de la esterilidad puede ser in-

tensa o débil, pero se comprueba rara vez, excepto cuando se rompen otros mecanismos de aislamiento.

Además, cada una de las categorías recogidas en la Tabla V-1 es compuesta, como lo demuestra el caso de aislamiento etológico. Así se ha demostrado también en los factores de esterilidad y se ha señalado en el aislamiento por habitat y temporal. En consecuencia, el aislamiento total entre dos especies se debe normalmente a un gran número de diferentes factores de aislamiento, cada uno de los cuales es más o menos independiente de los otros. Al ordenar los diversos mecanismos de aislamiento de los animales por su importancia, habríamos de situar el aislamiento de la conducta por delante de los restantes. Por otra parte, en las plantas la esterilidad es el factor más importante. La capacidad de los animales de buscar activamente la pareja potencial es indudablemente la razón de esta notoria diferencia entre los dos reinos.

Sólo en pocos casos se ha intentado analizar todos los factores que aislan dos especies entre sí. La información más detallada es la que poseemos del género *Drosophila* resumida por Dobzhansky (1951), Patterson y Stone (1952), Spieth (1952, 1958), Bastock y Manning (1955), Pittendrigh (1958) y Manning. (1959a, b). Cada análisis ha añadido algún nuevo factor antes pasado por alto, como hemos descrito para *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis* (Capítulo III). La importancia relativa a los diversos factores cambia de un grupo de especies a otro. La mayoría de las diferencias son cuantitativas más que cualitativas. Pettersen y Tenow (1954) analizaron el aislamiento entre dos especies de mariposas del género *Pieris* y encontraron que las diferencias en la selección de habitat y la considerable inviabilidad de los híbridos es lo que contribuye más al aislamiento. Brower (1959b) analizó la importancia relativa de los diversos mecanismos de aislamiento en mariposas del complejo *Papilio glaucus*. Un parcial aislamiento estacional y altitudinal parece haberse producido entre las dos especies, con las barreras etológicas más débiles. Fabricius (1950) describió la compleja constelación de factores internos y externos necesaria para inducir a desovar a los peces de agua dulce. Tal complejidad disminuye mucho las probabilidades de que dos especies lleguen a encontrar la condición de desove en el mismo momento exacto.

Los mecanismos de aislamiento se disponen como una serie de obstáculos, si se vence uno, otro resta de pie. Si se rompe la barrera del habitat, por ejemplo, los individuos de las dos especies pueden seguir separados por pautas de conducta. Si esta barrera también falla, las parejas pueden ser incapaces de producir híbridos viables, o si los híbridos se producen, pueden resultar estériles. Smith (1954) da una clara demostración de este principio al mostrar que, cuando se rompe la barrera estacional habitual entre la oruga del abeto y la oruga del pino *(Choristoneura)*, no se produce

tampoco hibridación, debido al aislamiento sexual. En el Capítulo VI consideraremos casos de rotura de todos los mecanismos de aislamiento.

La genética de los mecanismos de aislamiento

De la multiplicidad de los mecanismos de aislamiento por que está protegida toda especie, se deduce que en ellos se implica un considerable número de genes. Casi todo gene que cambie la adaptación de una población, puede tener un efecto incidental sobre la interacción entre macho y hembra. A la inversa, una ventaja de los machos para conjugarse se establecerá fácilmente en una población, siempre que no disminuya seriamente la adaptación de la descendencia. Las plumas complicadas y otros tipos de dimorfismo sexual notorio han evolucionado en las aves sólo en especies en las que el macho no participa en la cría de los pollos y, en consecuencia, no perjudica a su descendencia por lo notorio de su presencia.

La base genética de la conducta ha sido revisada por Caspari (1958). Los análisis detallados de la genética de los mecanismos de aislamiento que no sean el de la esterilidad, sólo existen para el género *Drosophila*. Tan (1946) observó que numerosos factores influyen sobre el aislamiento etológico entre *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis*, pero que los factores principales parecen estar localizados en el cromosoma *X* y en el segundo cromosoma. El hecho de que el aislamiento sexual sea un producto de todo el genotipo, se ha demostrado muy bien por experimentos sobre la discriminación relativa de hembras de *Drosophila melanogaster* contra hembras de ciertos genotipos mutantes como son los *yellow* (Bastock, 1956), *white* y *bar* (Petit, 1958, 1959) y otros mutantes (Bösiger, 1958). Los niveles constantes de aislamiento sexual cambian cuando los mutantes se cruzan con no mutantes sobre diferentes fondos genéticos, o cuando se originan nuevos genotipos en los troncos, por mutación o recombinación. Un análisis completo de la base genética de los mecanismos de aislamiento parecería más bien fútil considerando esta base compleja. En efecto, si como parece ser, el aislamiento de la conducta es el resultado de diferencias en los ritmos de actividad, en los niveles de actividad, y en otros factores generalizados que influyen sobre la coordinación de los impulsos de machos y hembras, parece muy difícil expresar el aislamiento en términos de genes específicos. Podría señalarse, incidentalmente, que la selección continuamente ajusta la propensión a la copulación de las hembras al nivel dominante que tenga el impulso a la copulación de los machos. Por ejemplo, en *Drosophila americana*, Spieth (1951) ha observado que los machos "orientales" poseen un impulso sexual alto y las hembras una propensión a la copulación baja, y que los machos "occidentales" tienen impulso sexual bajo y las hembras la correspondiente propensión alta a

la copulación. Si se mezclan machos orientales y hembras occidentales se produce un tanto por ciento de copulación mucho más elevado (55,8 por ciento) y si se reúnen machos occidentales y hembras orientales, un porcentaje de copulación mucho más bajo (21,5 por ciento) que en los cruzamientos orientales intrínsecos (30,7) u occidentales (50,8).

Hay pruebas de que los mecanismos de aislamiento genético se modifican o refuerzan ocasionalmente por condicionamiento. Los pollos pueden a veces moldearse por una especie nodriza, cuando los crían padres adoptivos. No hay peligro de que tal condicionamiento lleve a la hibridación porque en la naturaleza los pollos son invariablemente criados por padres de su propia especie. En los pájaros parásitos (cucos y *Molothrus*, por ejemplo), falta tal condicionamiento y el reconocimiento de especie es estricto. Los *Molothrus* jóvenes, por ejemplo, abandonan la compañía de sus padres adoptivos y se reúnen en bandadas en cuanto se independizan. Sin embargo, el condicionamiento constituye un importante mecanismo de aislamiento en la especie humana. El cruzamiento libre de individuos que coexisten en una región geográfica, está enérgicamente influido por barreras religiosas, económicas y culturales. El origen de los mecanismos de aislamiento se discutirá en el Capítulo XVII.

El papel de los mecanismos de aislamiento

Una de las funciones incuestionables de los mecanismos de aislamiento es aumentar la eficacia de la copulación. Cuando no se da ninguna otra especie íntimamente emparentada, todas las señales de galanteo puede resultar que sean generales, inespecíficas y variables. Sin embargo, cuando coexiste una especie próxima, las señales no específicas pueden conducir a galanteos inútiles, aunque no se produzca hibridación heteroespecífica. En tales circunstancias tendrá premio selectivo la precisión y diferenciabilidad de las señales.

Esto tal vez se manifieste del modo más claro en el caso de una especie única que se mueva dentro de una zona aislada y que, de antiguo, no esté expuesta a selección estabilizadora en favor de la precisión y de la diferenciación. En consecuencia, puede haberse perdido la elevada especificidad de los mecanismos de aislamiento. Esta pérdida se ha registrado no sólo para los caracteres visuales (Mayr, 1942), sino para el canto de las aves en islas, por ejemplo, *Parus* en Tenerife y *Regulus* en las Azores (Marler, 1957).

Cada especie es un sistema genético delicadamente integrado que ha sido seleccionado durante muchas generaciones, a fin de que se adapte a un determinado nicho de su medio. La hibridación rompería este sistema y se traduciría en la producción de tipos inarmónicos. La función de los

mecanismos de aislamiento es impedir tal ruptura y proteger la integridad del sistema genético de la especie. Todo atributo de una especie que favoreciera la producción de híbridos, se selecciona en contra, porque se traduce en despilfarro de gametos. Tal selección mantiene la eficacia de los mecanismos de aislamiento y puede, de hecho, contribuir a su perfección. Los mecanismos de aislamiento cuentan entre las más importantes propiedades biológicas de la especie.

Capítulo VI

LA ROTURA DE LOS MECANISMOS DE AISLAMIENTO (HIBRIDACIÓN)

No todos lo mecanismos de aislamiento son perfectos siempre. En ocasiones se rompen y permiten el cruzamiento de individuos que difieren entre sí, genética y taxonómicamente. Tal cruzamiento se denomina *hibridación*. Este término es difícil de definir con precisión porque se ha aplicado a fenómenos muy distintos. Lotsy, siguiendo a De Vries, designó como hibridación toda copulación cruzada de individuos genéticamente diferentes. Como casi todos los individuos de especies que se reproduzcan sexualmente (como el hombre), son genéticamente distintos, según esta definición todos los miembros de estas especies serían híbridos. Otros han definido al híbrido como "un cigote producido por la unión de gametos no semejantes" lo que remite la dificultad de la definición a la palabra "no semejantes".

En muchos casos no hay duda de que el término "híbrido" se usa con propiedad. Los individuos que proceden de un cruce entre dos especies genuinas son incuestionablemente híbridos. Pero el concepto y el término "híbrido" se han tomado del campo de los criadores de animales y plantas. Originalmente se referían al cruzamiento de dos individuos no semejantes, por lo general miembros de dos especies diferentes. Las dificultades surgen cuando se intenta extender este concepto tipológico de los individuos a las poblaciones. ¿Es legítimo, por ejemplo, designar el cruzamiento de poblaciones coespecíficas como hibridación? De ser así, ¿en qué circunstancias lo es? En la mayoría de los casos parecería muy equívoco aplicar el término hibridación al intercambio ordinario de genes entre poblaciones coespecíficas. Sin embargo, cuando existe un contacto secundario entre poblaciones previamente aisladas durante largo tiempo, a veces resulta apropiado el término "hibridación". Tal vez la hibridación pueda definirse de un modo conveniente, como "el cruzamiento de individuos que pertenecen a dos poblaciones naturales distintas que se han puesto en contacto secundariamente". El inconveniente de una determinación subjetiva

de "distintas" en esta definición, se contrarresta por destacar que se trata de poblaciones, lo que evita un razonamiento en círculo vicioso. La definición de hibridación como "el cruzamiento de individuos que pertenecen a dos especies diferentes" se traduce en un argumento en círculo vicioso, porque la decisión de si dos poblaciones se deben considerar de la misma o de distinta especie puede depender de la existencia de hibridación.

Al llegar a este punto, es necesario discutir una cuestión más bien de terminología. Anderson y Hubricht (1938) troquelaron el término oportuno de introgresión para designar la incorporación de genes de una especie dentro del complejo de genes de otra, como resultado de hibridación con éxito. Este término resulta particularmente útil en contraste con el término "intercambio de genes". El intercambio de genes resulta del flujo de genes entre distintas poblaciones de una misma especie. Resultaría confuso e impreciso usar como sinónimos las expresiones "introgresión" e "intercambio de genes". Sin duda, los fenómenos designados por estos términos se confunden en los casos de intercambio de genes entre poblaciones alopátridas que se encuentran en la frontera entre los niveles de subespecie y de especie. Sin embargo, estas situaciones intermedias no socavan seriamente la conveniencia de la distinción terminológica. No se puede estudiar con provecho la importancia evolutiva de la introgresión si se incluyen bajo este nombre fenómenos enteramente distintos. Los que consideren que la introgresión y el intercambio de genes son sinónimos, deberían adoptar el término más antiguo y familiar de "intercambio de genes".

Aspectos genéticos de la hibridación

En los tratados de hibridación se presta la atención principal a la esterilidad de los híbridos y a sus causas y de modo secundario a otros aspectos genéticos de la hibridación. Para estudiar detalladamente tales aspectos genéticos y citológicos de la hibridación, remitimos al lector a los tratados prestigiosos de Dobzhansky (1951), Stebbins (1950), y White (1954). Aquí, nos limitaremos a resumir unos cuantos hechos.

Los híbridos difieren de los individuos de la especie parental, no sólo en la morfología, sino en la fecundidad y viabilidad. La incapacidad de la mayoría de los híbridos de producir el número normal de gametos viables se denomina "esterilidad híbrida". Puede variar desde ser ligera a completa y puede estar causada por una serie de factores genéticos. Tal reducción de la fecundidad no está correlacionada necesariamente con una reducción de la viabilidad. De hecho, los híbridos con frecuencia muestran un fenotipo marcadamente "exuberante", el denominado "vigor híbrido". El vigor híbrido del mulo, producto estéril del cruzamiento del

caballo y asno, es proverbial, y sin embargo, no constituye un caso de adaptación darwiniana (Dobzhansky, 1955a).

La falta de correlación entre fertilidad y viabilidad se manifiesta de ambos modos. Se conocen híbridos completamente fértiles que nunca se reproducen en la naturaleza. Pueden estar peor ajustados a los nichos ecológicos y, cuando desempeñan un papel importante, pautas de conducta definidas y estímulos específicos de especie, los híbridos suelen cortejar con menos éxito que los individuos de la especie pura. La inferioridad ecológica y etológica reduce sus probabilidades de dejar descendencia. Es muy probable que los individuos procedentes de recruzamientos sean todavía más inferiores, debido a varias descompensaciones de sus complejos de genes. La incompatibilidad de los genes de la especie parental puede dar lugar (incluso en la F_1) a trastornos fisiológicos graves o letales. Un caso bien conocido es el de los tumores melanóticos que pueden surgir en ciertos cruzamientos entre las especies de peces *Xiphophorus maculatus* y *X. helleri* (Gordon, 1937). Incompatibilidades semejantes de los genomas parentales se han descrito para cruzamientos interespecíficos en un cierto número de géneros animales y vegetales.

La primera generación (F_1) de híbridos suele ser intermedia entre las especies parentales y tiende a ser uniforme en la mayoría de los caracteres. Circunstancialmente se da en el híbrido un carácter que no se produce en ninguna de las especies parentales. La generación F_2, cuando se da en la naturaleza, muestra por lo general mayor variabilidad. Sin embargo, por varias razones, sólo se encuentran algunas de las recombinaciones posibles de los caracteres parentales ("huso de recombinación" de Anderson Dempster (1949). La duplicación cromosómica en un híbrido puede dar lugar a alopoliploidia, modo de formación de especies importante en las plantas (Stebbins, 1950), pero raro en los animales (Capítulo XV).

Híbridos artificiales. Se sabe de muchas especies que pueden cruzarse en cautividad, pero que, sin embargo, no producen híbridos cuando sus ámbitos se superponen en la naturaleza. Por ejemplo, muchas especies simpátridas de *Drosophila* pueden hibridizarse en el laboratorio (Patterson y Stone, 1952). Lo mismo puede decirse de aves y de muchas especies de peces (por ejemplo, en el género *Xiphophorus*). La producción de tales híbridos se aduce como base de dos conclusiones erróneas: primera, que la hibridación es frecuente en el reino animal y segunda, que la posibilidad de tal hibridación indica coespecificidad, particularmente cuando los híbridos que se producen resultan fecundos. Debe destacarse una vez más (véase Capítulo V) que, entre los animales, la esterilidad no es sino uno entre muchos mecanismos de aislamiento, y que otros mecanismos tienen mucha más importancia que la esterilidad para mantener la diferenciación de especies. La mera posibilidad de producir híbridos en cautividad no demuestra nada con respecto a la condición de especie.

La hibridación como fenómeno de población

En este apartado vamos a destacar la historia natural y, en particular, los aspectos de población de la hibridación, tema cuya literatura es enorme y muy dispersa. No pretendemos ofrecer una revisión exhaustiva, pero tocaremos los problemas principales.

Cuando la hibridación se considera como fenómeno de población, adquieren importancia varios aspectos ignorados por los criadores. ¿Un caso dado de hibridación implica especies genuinas o poblaciones alopátridas de la misma especie? ¿Consiste en la producción circunstancial de un individuo híbrido o es un fenómeno masivo que se traduce en una rotura más o menos completa de la barrera entre especies? Estos diversos aspectos de la hibridación difieren en su importancia evolutiva y llevaría a error si se confundieran.

Sobre la base de los criterios dados, conviene distinguir cinco tipos de hibridación, tanto por el naturalista como por el taxonomista.

a) El cruzamiento ocasional de especies simpátridas se traduce en la producción de individuos híbridos que son ecológica o etológicamente inviables, o bien estériles, por lo que no se produce recruzamiento con las especies parentales.

b) La producción ocasional o frecuente de híbridos más o menos fecundos de especies simpátridas, algunos de los cuales se recruza con una o con ambas especies parentales.

c) La formación de una zona secundaria de contacto y de cruzamiento parcial entre dos poblaciones previamente aisladas que no habían conseguido adquirir un completo aislamiento en la reproducción durante el período precedente de aislamiento geográfico. (No se discutirán aquí los casos en los que los mecanismos de aislamiento no se han terminado de adquirir en el momento de producirse el contacto secundario. En este capítulo prestaremos atención a la rotura de los mecanismos de aislamiento. Los cinturones híbridos secundarios que se desarrollan cuando las ínsulas geográficas restablecen contacto con la especie parental, se tratarán en el Capítulo XIII.)

d) La rotura local completa del mecanismo de aislamiento entre dos especies simpátridas se traduce en la producción de enjambres híbridos que puede alcanzar al margen total de variabilidad de las especies parentales.

e) La producción de una nueva entidad específica como resultado de hibridación y de una duplicación consiguiente de los cromosomas (alopoliploidia) (virtualmente restringida a las plantas).

Las cuatro categorías primeras (*a-d*) pasan gradualmente de una a otra y a veces es difícil decidir dónde conviene clasificar un caso dado.

Los casos de hibridación que implican "especies genuinas" se incluyen arbitrariamente en *a*) y *b*), aunque la distribución sea en gran parte alopátrida. Se comportan como especies simpátridas en la zona de superposición.

En conexión con una revisión sistemática de la existencia de los cinco casos de hibridación en la naturaleza, será posible considerar algunas cuestiones más generales como son:

1) ¿Cuál es la frecuencia de la hibridación en la naturaleza en distintos grupos de animales?

2) ¿Hay una diferencia notoria en la frecuencia de hibridación en las plantas y en los animales superiores y, si la hay, por qué?

3) ¿Qué efecto causa la hibridación sobre la estructura de las especies y sobre la variabilidad intraespecífica?

4) ¿Cuál es el papel de la hibridación en la especiación y en la evolución?

Hibridación ocasional

La hibridación es frecuente entre las plantas. En la mayoría de los grupos de animales es tan excepcional que justifica registrarlo en la literatura siempre que se descubre un híbrido. A veces se ha sugerido que esta rareza de los híbridos animales es más aparente que real, pero, como veremos luego, la frecuencia de los híbridos es tan baja en grupos donde los híbridos pueden descubrirse fácilmente (por métodos citológicos y de otro tipo) como en los grupos en que el reconocimiento de los híbridos es difícil. Esto se confirma por tasaciones numéricas que pueden hacerse en algunos grupos. Sobre la base de mi examen de colecciones al azar, estimo que tal vez una de cada 60 000 aves salvajes sea un híbrido. Hall (1943) encuentra 6 híbridos en 100 000 ejemplares de mamíferos recogidos al azar, pero esta razón de híbridos es esencialmente la misma que en las aves, donde sólo se implicaron dos pares de especies. Suchetet (1897) dio el resumen más completo de la literatura primera sobre hibridación en aves, en tanto que Gray (1958) y Sibley (1961) han resumido el trabajo más reciente. Johnsgard (1960a) analiza la frecuencia de hibridación en Anatidae. Cockrum (1952) ha registrado unos 75 cruzamientos híbridos entre aves norteamericanas, de los cuales 59 eran casos de hibridación ocasional de especies simpátridas verdaderas (principalmente en la familia de los patos) 11 cruzamientos entre subespecies y semiespecies alopátridas, 2 casos de polimorfismo y sólo 3 indicaban introgresión. Estos 3 casos implican menos del 1 por ciento de las especies de aves norteamericanas. Cada año se describen nuevos casos de hibridación ocasional, últimamente en los géneros *Calcarius*, *Spizella* y *Dendrocopos*. Contrariamente al aserto de los primeros autores, la hibridación es excepcional

incluso entre especies tan semejantes morfológicamente como la alondra de los prados oriental y occidental (*Sturnella*; Lanyon, 1957). Aunque hay muchas especies simpátridas de mamíferos íntimamente emparentadas, como las que se encuentran entre las ardillas (*Sciurus*), sólo se han registrado en muy pocos híbridos genuinos. Incluso las especies que pueden hibridizarse fácilmente en cautividad, no producen híbridos donde sus ámbitos naturales se superponen.

Los híbridos parecen ser aún más raros en los reptiles, aunque Bayley (1942) registró un híbrido natural entre dos géneros diferentes de serpientes de cascabel, *Crotalus horridus* y *Sistrurus catenatus*. Mertens (1950) examinó 40 registros de híbridos de reptiles. La mayoría de ellos se habían producido en cautividad, varios se basaban en identificaciones erróneas y otros eran intergrados procedentes del cinturón limítrofe entre subespecies. Sólo media docena eran híbridos entre especies genuinas, y, excepto contados casos de *Thamnophis*, no he sabido nunca de ningún recruzamiento.

En contraste con la evidente rareza de la hibridación entre reptiles está la frecuencia relativa en los anfibios, que parece variar de un género a otro. La hibridación es muy rara entre especies verdaderas del género *Rana* pero frecuente en sapos del género *Bufo* (véase luego). Al sudeste de Texas, donde coexisten *Bufo woodhousei* y *B. valliceps*, se encuentran de vez en cuando ejemplares intermedios que parecen ser híbridos. Un análisis de los híbridos y los recruzamientos artificiales indican que la esterilidad por cruzamiento es bastante para hacer muy improbable la introgresión en la naturaleza (Thornton, 1955). Lo mismo sucede con *B. fowleri* y *B. valliceps* (Volpe, 1960). Los híbridos fecundos entre *Hyla cinerea* y *H. gratiosa* no son raros en la región donde se superponen los ámbitos. Para ulterior estudio de diversos aspectos de la viabilidad de los híbridos de anuros, véase Moore (1955). Hill (1954) encontró pruebas de hibridación ocasional entre dos especies de *Amphiuma* en Louisiana y en Francia se han producido circunstancialmente híbridos (*"Triturus blasii"*) donde se superponen los ámbitos de *Triturus cristatus* y *T. marmoratus* (Vallée, 1959).

Lo que sucede en los peces contrasta con lo que se observa en la mayoría de los vertebrados terrestres. La fecundación puede ser externa y por esta razón (entre otras) la hibridación es frecuente. Excelentes revisiones de Hubbs (1955, 1961) resumen la literatura anterior y registran los datos conocidos, en particular para los peces de agua dulce de Norteamérica (la mayoría basados en trabajos de Hubbs y sus colaboradores). Una hibridación, circunstancial o extensa, se ha encontrado entre las lampreas (Petromyzontidae), umbras, trucha y salmón (Salmonidae), "pez blanco" (Coregonidae), Cyprinidae, pez gato (Ameiuridae) lucio (Esocidae), "killifishes" (Goodeidae), "livebearers" (Poeciliidae), caramel (Atherinidae),

perca (Percidae), "pez sol" (Centrarchidae), y pocas familias más. En la mayoría de los casos sólo se encuentran individuos F_1 estériles y no hay pruebas de recruzamiento con las especies. Por ejemplo, donde se ha introducido el género *Gila* de cotos de la costa de California dentro del ámbito de *Siphateles* en el río Mohave, se han encontrado 442 ejemplares híbridos en una colección de 5 604 ejemplares, y el resto eran representantes claros de la especie parental. Los caracteres de contados ejemplares indican la posibilidad de introgresión, sin embargo se pone borroso el margen de las especies. Observaciones similares se han hecho en la familia de las rémoras (Catostombidae; Hubbs y col., 1943). Entre 2 000 *Catostomus commersoni* y *C. catostomus*, pescados en el río de la Plata, había 5 híbridos (0,25 por ciento); entre 2 379 ejemplares de *C. macrocheilus* y *C. syncheilus* pescados en el sistema del río Columbia en los Estados de Washington y Oregon se encontraron 69 híbridos (3 por ciento). Todo ejemplar recogido era manifiestamente un híbrido F_1 o un ejemplar de las especies parentales. Lo mismo vale para los ejemplares híbridos encontrados entre los peces marinos. Sin embargo, hay algunos contados casos de evidente introgresión en peces que luego discutiremos.

La frecuencia y distribución de la hibridación en otros grupos de animales se determina con dificultad, porque la información de la literatura taxonómica está sumamente dispersa y el estado primitivo en que se encuentra la taxonomía de la mayor parte de los grupos animales, no permite revisiones amplias por especialistas. La impresión general que se saca de un examen de la literatura es que los híbridos son raros. Swan (1953) considera que sólo uno de varios millares de erizos de mar del género *Strongylocentrotus* en Friday Harbor (costa del Pacífico) es un híbrido. Encontró individuos que indicaban los siguientes cruzamientos híbridos: *S. purpuratus* × *S. droebachiensis*; *S. purpuratus* × *S. franciscanus*; *S. droebachiensis* × *S. franciscanus*. Los presuntos híbridos que se examinaron cuidadosamente tenían gónadas pequeñas y no desovaron. Aunque el hecho no prueba esterilidad, el caso es que estos erizos de mar son "viejos" (del Terciario) y la dispersión de las especies indican que tales hibridaciones ocasionales no conducen necesariamente a una introgresión apreciable. Especies simpátridas tan próximas como estas tres especies de *Strongylocentrotus* son raras entre los erizos de mar.

Tenemos una buena suma de datos, sobre la frecuencia de híbridos en invertebrados, en algunos grupos de Lepidoptera y en *Drosophila* (véase luego).

Introgresión en animales

La incorporación de genes de una especie en el complejo de genes de otra especie, la hibridación introgresiva, se da con frecuencia en el reino vegetal (Anderson, 1949). Entre los animales se han encontrado relativamente pocos casos, en primer lugar porque sólo una pequeña fracción de los híbridos se recruza con alguna de las especies parentales. Los casos mejor conocidos son los siguientes. En los lugares en que el cerrojillo de ala dorada *(Vermivora chysoptera)* y el cerrojillo de ala azul *(V. pinus)* se encuentran al este de Norteamérica, los híbridos no son raros. Se distinguen por el color y canto ("cerrojillo de Brewster" y "cerrojillo de Lawrence") y se han estudiado numerosos recruzamientos por ornitólogos de campo (Parkes, 1951). Esta hibridación se conoce desde hace un siglo y probablemente comenzó hace unos 200 años, cuando la barrera entre los habitats naturales de las especies se destruyó por desforestación y formación de granjas. Sin embargo, la delimitación de las dos especies parentales es todavía muy acusada en la mayoría de las zonas. No hay pruebas de borde confuso entre las especies, sino en las zonas de superposición. En otro caso, el denominado "cerrojillo de Potomac", una población aislada del cerrojillo de garganta amarilla *(Dendroica dominicana)* de Virginia occidental ha conseguido una introgresión en el cerrojillo Parula *(Parula americana)*. La formación de parejas se facilitó, al parecer, por la semejanza en la conducta de anidamiento de las dos especies parentales.

El pollo de las praderas *(Tympanuchus cupido)* y el guaco de cola fina *(T. phasianellus)*, con frecuencia se cruzan en Wisconsin y Ontario. Los híbridos parecen completamente fecundos y forman el 5-25 por ciento de muchas poblaciones y muestran todos los grados de formas intermedias entre las especies parentales (Lumsden, manuscrito). Sin embargo los machos híbridos parecen tener menos éxito en el galanteo que los machos de las especies puras (Hamerstrom, manuscrito).

Dos mariposas amarillas de Norteamérica, *Colias philodice* y *C. eurytheme* dan híbridos regularmente (Hovanitz, 1948a. 1953; Remington, 1954). Esta rotura del aislamiento reproductor se debe, en parte, a la difusión de *eurytheme* por amplias zonas previamente ocupadas sólo por *philodice*, siguiendo el aumento de las plantaciones de alfalfa, su planta alimenticia. Donde la superposición es reciente, como en New Hampshire, sólo el 1,0-1,5 por ciento de la población es híbrido (Gerould, 1946). En otros lugares, el porcentaje de híbridos parece haberse elevado a un 10-12 por ciento, donde se mantiene desde que esta hibridación se observó por primera vez hace unos 50 años. Esta estabilización es algo sorprendente, puesto que el cruzamiento entre las dos especies parece efectuarse casi al azar y la F_1 no sólo es fecunda, sino que ha demostrado que se recruza algo con las dos especies parentales. Probablemente, los híbridos son lo bastante inferiores en viabilidad general, para que se impida el desarrollo de una genuina población híbrida. Los individuos híbridos parecen más frecuentes en algunos otros cruzamientos de especies de mariposas (Hovanitz, 1949). Alguna hibridación ocasional se ha registrado en caracoles,

pero la sistemática de los gastrópodos está muy lejos de haber alcanzado un nivel de madurez que permita determinar la frecuencia en que se produce introgresión.

En la mayoría de los casos en que se ha registrado hibridación introgresiva en animales, se implican dos especies que han sido coespecíficas hasta recientemente y que son todavía en gran parte alopátridas. Son *semiespecies* (según la definición corregida de Lorkovic, 1953) y muestran algunas de las características de especie y algunas de subespecie. El hecho de que den híbridos en mayor o menos extensión, demuestra que no han adquirido completo aislamiento en la reproducción durante su aislamiento geográfico. Tales casos se han escrito entre los erizos *Erinaceus europaeus* y *E. roumanicus* en Europa (Herter, 1934), entre los ratones de pata blanca *Peromyscus leucopus* y *P. geossypinus* en el Sur de EE. UU. (McCarley, 1954), entre los escribanos *Passerina cyanea* y *P. amoena* (Sibley y Short, 1959), entre las ranas *Microhyla carolinensis* y *M. olivacea* en Oklahoma (Hecht y Metalas, 1946; Blair, 1955), entre las mariposas del grupo *Papilio glaucus* en Columbia Británica, Canadá (Brower, 1959a) y entre las mariposas de la col *Pieris napi* y *P. bryoniae* en el sur y este de los Alpes (Petersen, 1955).

Estos casos difieren de otros registrados en el Capítulo XIII, en el hecho de que nunca se rompe por completo la integridad de las especies, aunque exista un alto grado de híbridos en la zona de superposición o incluso una total rotura local del aislamiento. La zona de hibridación puede ser localizada *(Peromyscus, Microhyla)* o dispersa *(Erinaceus, Pieris)* Hay una oportunidad notoria de introgresión en estos casos y en todos ellos, de hecho, se ha registrado recruzamiento con la especie parental. La separación entre estos casos y los que estudiaremos en la sección siguiente y los que se registran en el Capítulo XIII es algo arbitraria.

Enjambres de híbridos simpátridas

La barrera entre dos especies simpátridas a veces se rompe tan por completo, localmente o en zonas amplias, que las dos especies parentales se sustituyen por un enjambre híbrido que sirve de puente continuo entre los dos extremos parentales. Un requisito para un análisis sano de estas situaciones, es conocer a fondo la taxonomía de los respectivos grupos. Esta es, probablemente, la razón por la que se han descrito hasta ahora tan pocos casos, ninguno de ellos entre mamíferos. Los grupos que se observan fácilmente, como los de aves, o que se cazan con facilidad, como las mariposas y peces, facilitan los ejemplos mejor estudiados. Considerando su gran interés evolutivo, describiremos con detalle alguno de estos casos.

Aves. En el sur de Europa y en el oeste de Asia hay dos especies de gorriones muy emparentadas y muy difundidas, el gorrión doméstico *(Passer domesticus)* y el gorrión de los sauces *(Passer hispaniolensis)*. En la mayoría de las zonas las dos especies coexisten una junto a otra, sin signos de cruzamiento (Fig. VI-1). En tales zonas el gorrión casero se asocia con habitaciones humanas, mientras que el gorrión de los sauces vive en saucedas o en otros árboles de las orillas de los ríos. Esta separación se observa en España, Marruecos, en Los Balcanes, Asia Menor, Irán y Turquestán. Sin embargo, en unas cuantas zonas, se ha roto la barrera entre las dos especies y se ha producido una hibridación más o menos libre entre ellas (Meise, 1936b). Una de estas zonas es Túnez, otra es Italia e islas adyacentes (Sicilia, Córcega), una tercera es Creta. Las condiciones difieren de un lugar a otro. A veces una de las especies predomina mientras que la otra es rara y aparecen híbridos ocasionales. Con más frecuencia, la población híbrida incluye en su fenotipo las dos especies parentales y todas las combinaciones concebibles de los caracteres parentales con señales de un cruzamiento completamente al azar. Finalmente existen algunas regiones, como Italia y los oasis al sur de Túnez, en que se ha estabilizado un tipo de híbrido intermedio y los extremos parentales han desaparecido. La clave del origen de la hibridación la facilita el hecho de que el gorrión de los sauces ocupa el nicho ecológico del gorrión doméstico (¡habitaciones humanas!) en ciertas zonas como Cerdeña, oriente de Túnez y Cirenaica. Donde el gorrión de los sauces agresivo invade tales zonas, se dan las condiciones, al faltar la separación ecológica, para que se rompa el aislamiento en la reproducción.

Chapin (1948) describe un caso particularmente interesante del África tropical. Existen tres especies africanas de papamoscas del paraíso *(Terpsiphone)*, de las cuales dos, *rufiventer* y *rufocinerea*, viven en bosque de lluvias, mientras que la tercera, *viridis*, vive en bosques de segundo crecimiento y en bosque de sabana. En la mayoría de las zonas en que se ponen en contacto estas especies, viven unas junto a otras, sin ningún signo de intergradación ni de hibridación, cada una reducida a su propio habitat. Sin embargo, a lo largo del borde de bosque de lluvias africano hay muchas zonas en que parte del bosque se ha talado parcial o totalmente en años recientes y, en estas zonas, *viridis* se cruza con las dos especies del bosque, particularmente con *rufiventer*. En consecuencia, hoy se conocen tres zonas con poblaciones híbridas: una en el noroeste de Angola *(T. rufocinerea rufocinerea × T. viridis plumbeiceps)*; una en África Occidental *(T. rufiventer nigriceps × T. v. viridis)*; y una en Uganda *(T. rufiventer somereni × viridis ferreti)*. En cada uno de estos casos la población híbrida se ha situado en una constancia razonable, de modo de las poblaciones híbridas estabilizadas de nuevo, al principio se consideraron especies o subespecies distintas: *bannermani* en Angola, la denominada *rufiventer* en el

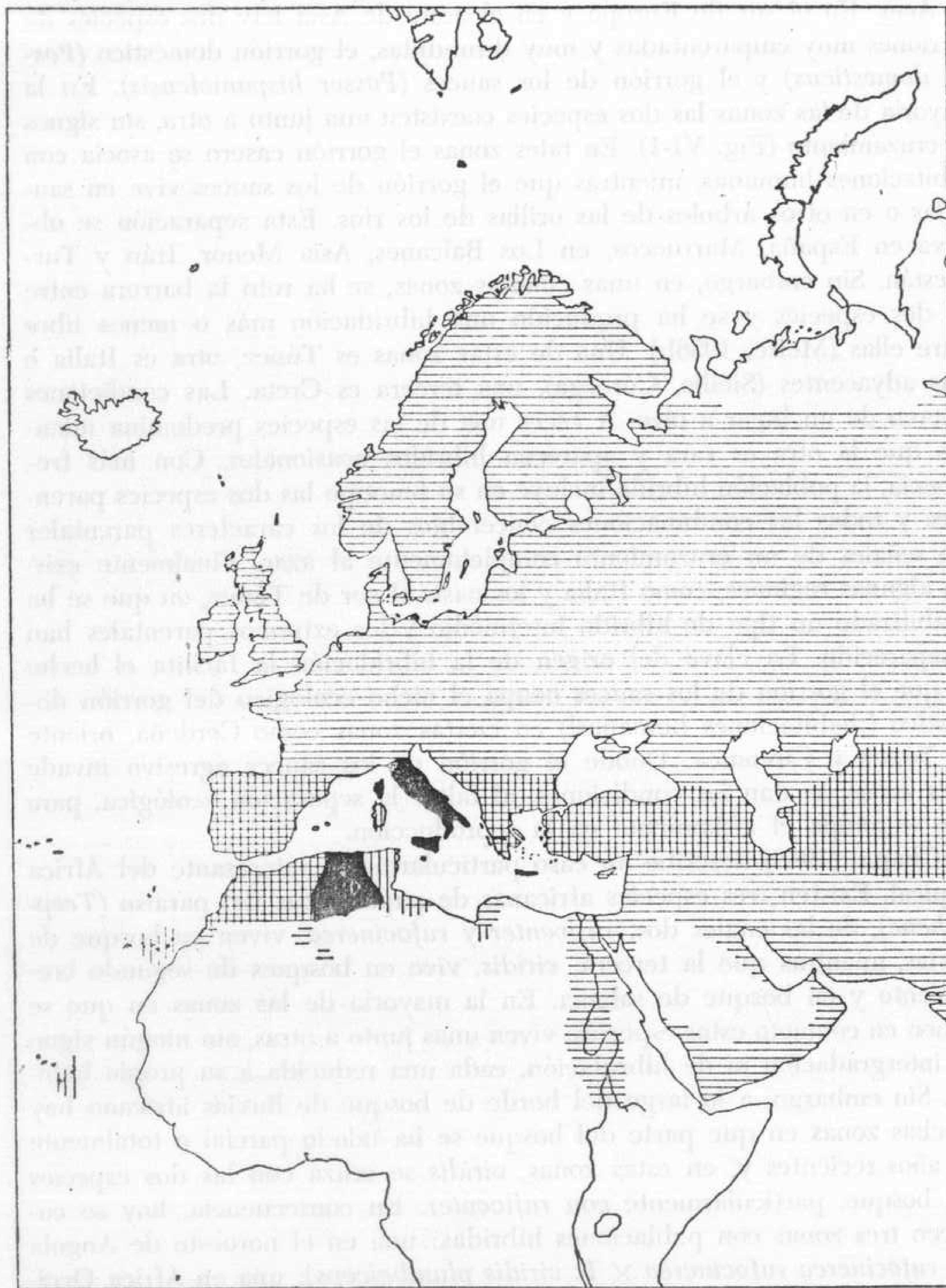


FIG. VI-1. Distribución en gran parte simpátrida del gorrión doméstico, *Passer domesticus* (rayado horizontal) y el gorrión de los sauces, *P. hispaniolensis* (rayado vertical). Se observa hibridación e introgresión (negro) en varias regiones del Mediterráneo y norte de Africa. (Según Meise, 1936b.)

río Gambia y *emini, poliothorax* y *albiventris* en Uganda. Donde quedó gran parte del bosque original de lluvias, los híbridos son esporádicos; donde se le ha destruido y lo que resta ha sido invadido por *T. viridis*, se ha producido una población híbrida completa. Las pruebas disponibles sugieren a Chapin que la hibridación es muy reciente y en todos los casos se debe a la destrucción del bosque por los nativos africanos.

Tal vez el caso mejor analizado de rotura del aislamiento entre dos especies de aves sea la de dos miembros de género *Pipilo* en Méjico (Siblei, 1950, 1954a; Siblei y West, 1958). El pinzón americano de ojo rojo (*P. erythrophthalmus*) y el cuellirrojo (*P. ocai*) están más o menos extendidos como especies "puras" (Fig. VI-2). *Pipilo ocai* se da desde Oaxaca a Jalisco. *Pipilo erythrophthalmus* está extendido en Norteamérica y al sur llega hasta Chiapas y Guatemala. En Oaxava las dos especies viven una junto a otra sin mezclarse. En Puebla, el 16 por ciento de 117 ejemplares conocidos muestran señales de hibridación. En otros estados de la meseta mexicana, al norte de Puebla a través de Nayarit y Michoacán hasta Jalisco, se encuentra una serie de poblaciones híbridas con introgresión, que al este y norte son semejantes a *P. erythrophthalmus* y al sur y oeste son semejantes a *P. ocai*. Si se idea un índice de hibridación que dé a *erythrophthalmus* puros el valor 24 y a los *ocai puros* el valor de 0, se encuentra una cadena de poblaciones de este a oeste en la que los valores medios son 22,4 — 19,8 — 19,6 — 15,8 — 13,5 — 7,8 — y 4,0 y de norte a sur otra con los valores 23,5 — 22,8 — 22,6 — 13,7 — 8,0 — 2,8 y 0,17. La variación dentro de una población local es grande, pero no alcanza al margen total. En una población con el índice medio de 13,7 varió de 6 a 20 en 76 ejemplares; en otra, con un valor medio de 8,0 varió desde 3 a 16 en 58 ejemplares. Si no fuera por las diferencias acusadas entre las especies en la región en que son simpátridas, en Oaxaca, uno estaría inclinado a considerarlas coespecíficas. En las comunicaciones originales de Sibley se encuentran otros muchos aspectos interesantes de esta hibridación. También aquí parece un acontecimiento reciente causado por actividades agrícolas humanas, y no remontarse a más de 300-500 años.

Una situación paralela, en muchos aspectos muy similar, se encuentra entre los chupadores de néctar de Nueva Guinea (Gilliard, 1959). El *Melidectes rufocrissalis*, de pico gris, y el *M. belfordi*, de pico negro, difieren en numerosos caracteres y se encuentran como especies alopátridas puras, sin mezclar, en varias montañas de Nueva Guinea. Sin embargo, donde se ponen en contacto, dan lugar a enjambres híbridos sumamente variables (montañas Wahgi, monte Hagen, monte Wilhelm, etc.) o como razas híbridas estabilizadas (monte Goliath, montañas Herzog). También parece que esta hibridación sea muy reciente y causada por el trastorno ecológico que resulta de la destrucción del bosque de la montaña por el hombre. Otro caso en el que dos especies están bien definidas

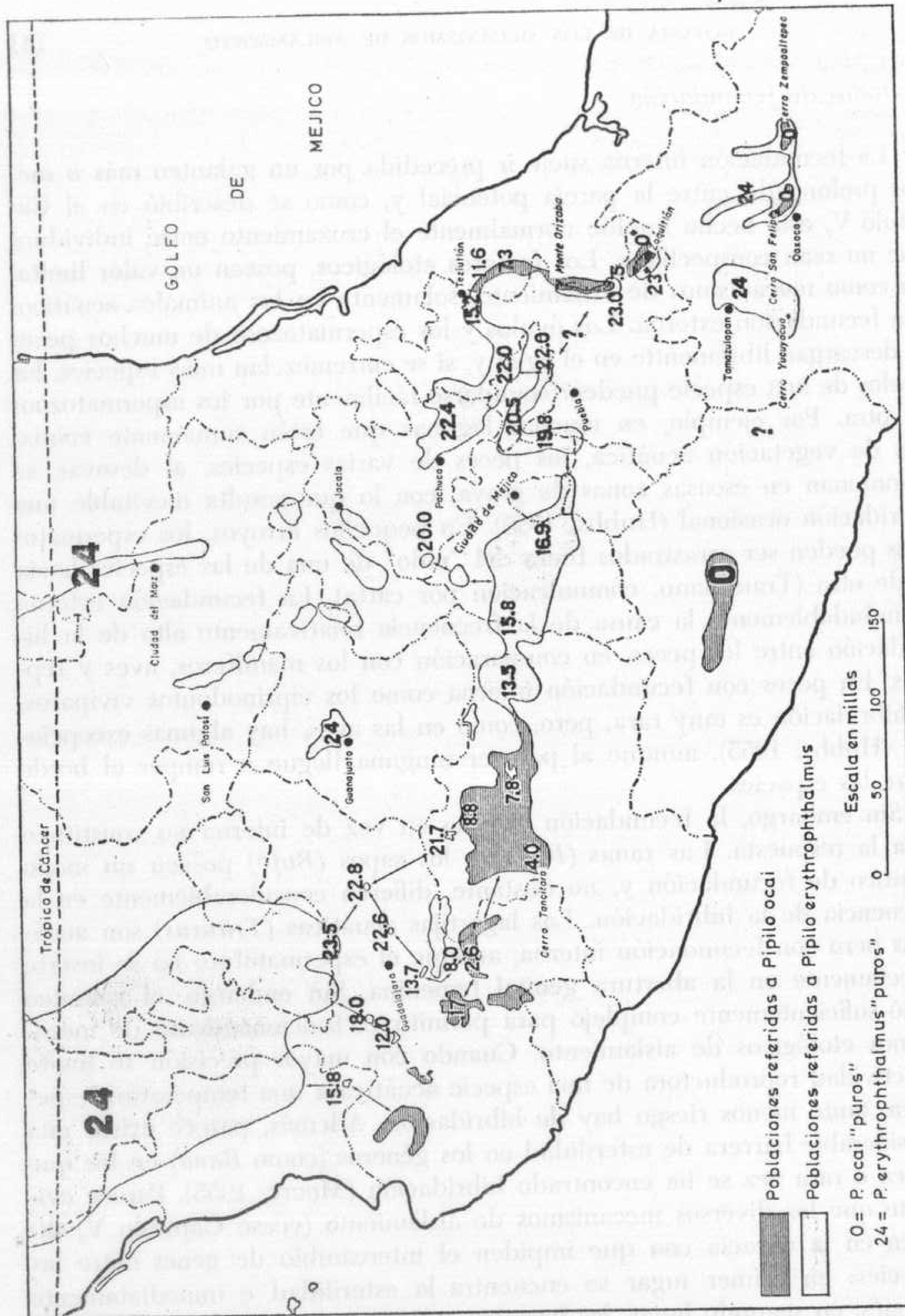


FIG. VI-2. Distribución de los towhees de ojo rojo (*Pipilo*) en Méjico. Los *erythrophthalmus* (24) puros se encuentran al norte y sudeste. Los *ocai* (0) puros se encuentran al sur y sudeste. Los números (de 0 a 24) indican los índices medios característicos de varias poblaciones híbridas. Obsérvese que las dos especies son simpátridas en varias localidades del sudeste. (De Sibley, 1954a.)

en una parte de su ámbito y se cruzan libremente en otras partes, es el de los *Criniger calurus* y *C. udussumensis* (Rand, 1958). En el caso de los martín pescador malayos *Ceyx erithacus* y *C. rufidorsus* (Ripley, 1942; Voous, 1951) la hibridación es ahora tan extensa que Sims (1959) considera que se han fusionado en una sola especie.

Anfibios. Un caso especialmente interesante del género *Bufo* se analizó con detalle por Blay (1941). El sapo de Fowler *(B. fowleri)* y el sapo americano *(B. americanus)* se cruzan por extenso en muchas regiones de sus ámbitos geográficos. El aspecto más interesante de esta hibridación es que los sapos, al comienzo de la estación de cría (abril), son casi *americanus* puros y al final de ella (junio) casi *fowleri* puros. Sin embargo, los ejemplares capturados a mediados de la estación de cría (mayo) son intermedios entre las dos especies. El estudio de la velocidad de desarrollo y de la tolerancia a la temperatura de los embriones (Volpe, 1952) ha confirmado la naturaleza híbrida de algunas poblaciones. La cantidad de hibridación varía de localidad a localidad, y hay muchas pruebas de que está causada por la rotura de las barreras ecológicas entre las especies por actividades agrícolas. *Bufo americanus* es primariamente un sapo de bosque, *B. fowleri* de praderas, campos de cultivo y otras zonas abiertas (Corey y Manion, 1955). Es interesante que, al parecer, haya poblaciones "puras" de *americanus* y de *fowleri* en localidades próximas a las regiones híbridas. Otras varias especies de *Bufo* muestran pruebas de hibridación introgresiva. Por ejemplo, donde los ámbitos de *B. microscaphus* y *B. woodhousei* se superponen en los pantanos del río Virgin (sudoeste de Utah), se contaron 99 híbridos, además de 376 *microscaphus* y 196 *woodhousei*. Las gónadas de los híbridos eran de tamaño normal y había algunas pruebas de introgresión en las poblaciones de las especies parentales (Blair, 1955). Lo mismo ha observado Volpe (1959) en el cruzamiento de *B. terrestris* y *B. fowleri*.

Dos especies de salamandras, *Batrachoseps attenuatus* y *B. pacificus* coexisten todavía sin mezclarse en una o dos localidades del sur de California y en la isla de Santa Cruz, pero forman una sola población híbrida en cualquier otro lugar del sur de California, donde se han puesto en contacto (Hendrickson, 1954).

Peces. A pesar de la gran frecuencia de hibridación en peces, en particular en los peces de agua dulce, lo observado rara vez indica que exista introgresión. Hubbs (1955, 1961) resume los hechos importantes. Aunque los peces sol Centrarchidae forman frecuentemente híbridos, sólo se han encontrado tres lugares en los que los caracteres de los híbridos, especialmente abundantes, constituyan una gradación entre los de las especies parentales. Estos tres enjambres híbridos son, además, excepcionales en el hecho de que no consten predominantemente de machos. Otro caso se produce en los peces ciprínidos. En una porción del río San Juan de California, dos especies simpátridas de los géneros *Hesperoleucus* y *Lavinia*

se han cruzado hasta formar un enjambre híbrido con que rompen totalmente los límites entre las especies. Los híbridos entre *Notropis rubella* y *N. cornuta* tienen una razón de sexo normal y parecen llenar totalmente el puente entre las dos especies ofreciendo, pues, una oportunidad para la introgresión. Todavía es inseguro el parentesco del ciprinodonto híbrido *Anatolichthys* de Asia menor (Villwock, 1958). La hibridación parece extendida en el género *Coregonus*.

Invertebrados. Si los enjambres híbridos con introgresión no se han observado con más frecuencia entre los insectos y otros invertebrados, se debe a que el análisis taxonómico rara vez ha alcanzado el nivel suficiente para que pueda demostrarse inequívocamente la hibridación de una población variable o intermedia. Sailer (1954) registra un enjambre híbrido probable entre varias especies de los chinches hediondos *(Chlorochroa)* y Pejler (1956) de aparente introgresión en varios géneros de rotíferos. La hibridación parece difundida en *Daphnia*. Brooks (1957b) atribuye la dificultad de identificar muchas poblaciones del grupo *D. pulex* al hecho de que existen poblaciones híbridas con introgresión entre *D. middendorfiana*, *D. schoedleri* y *D. pulex*. En muchas zonas, sin embargo, pueden encontrarse poblaciones puras de estas especies.

Debe destacarse que no todos los denominados "híbridos" que se han registrado en la literatura, son realmente producto de hibridación. Muchas especies son sumamente variables y los tipos extremos pueden desviarse mucho del aspecto normal de la especie. De hecho, tales tipos extremos con frecuencia pueden ser muy similares a especies íntimamente emparentadas, fenómeno que tal vez se deba a posibilidades inherentes a un género, tan frecuentemente comentadas por los naturalistas. Por ejemplo, Alberti (1954) mostró que la supuesta frecuencia de hibridación en especies europeas de *Colias* no podía confirmarse, sino que era simplemente una interpretación equivocada de variabilidad natural. En el Capítulo III pueden verse estudios semejantes en *Etheostoma* (Stone, 1947). El análisis citológico ha demostrado (White y Key, 1957) que todos los individuos de una población de saltamontes *(Austroicetes)* superficialmente parecían ser híbridos, pero que claramente pertenecían a una o a otra de las dos especies bien definidas.

Causas de la rotura de los mecanismos de aislamiento

Un estudio de la existencia de hibridación natural muestra que no es un fenómeno al azar. Hay ciertos factores que facilitan claramente la rotura de los mecanismos de aislamiento. Nos esforzaremos en apuntar algunos de estos factores.

Métodos de fecundación

La fecundación interna suele ir precedida por un galanteo más o menos prolongado entre la pareja potencial y, como se describió en el Capítulo V, este hecho impide normalmente el cruzamiento entre individuos que no sean coespecíficos. Los factores etológicos, poseen un valor limitado como mecanismos de aislamiento, solamente en los animales acuáticos con fecundación externa. Los óvulos y los espermatozoos de muchos peces se descargan libremente en el agua y, si se entremezclan unas especies, los óvulos de una especie pueden fecundarse fácilmente por los espermatozoos de otra. Por ejemplo, en muchas lagunas que están sumamente colmadas de vegetación acuática, los peces de varias especies, al desovar, se amontonan en escasas zonas de grava, con lo que resulta inevitable una hibridación ocasional (Hubbs, 1955). En pequeños arroyos, los espermatozoos pueden ser arrastrados fuera del "nido" de una de las especies hacia el de otra (Trautmann, comunicación por carta). La fecundación externa es indudablemente la causa de la frecuencia relativamente alta de la hibridación entre los peces, en comparación con los mamíferos, aves y reptiles. En peces con fecundación interna como los ciprinodontos vivíparos, la hibridación es muy rara, pero, como en las aves, hay algunas excepciones (Hubbs, 1955), aunque al parecer ninguna llegue a romper el borde entre las especies.

Sin embargo, la fecundación externa en vez de interna no constituye toda la respuesta. Las ranas *(Rana)* y los sapos *(Bufo)* poseen un modo idéntico de fecundación y, no obstante, difieren considerablemente en la frecuencia de la hibridación. Las lagartijas acuáticas *(Triturus)* son acuáticas pero con fecundación interna, aunque el espermatóforo no se inserte directamente en la abertura genital femenina. Sin embargo, el galanteo es lo suficientemente complejo para permitir el funcionamiento de mecanismos etológicos de aislamiento. Cuando con mayor precisión se limite la actividad reproductora de una especie acuática a una temperatura específica, tanto menos riesgo hay de hibridación. Además, parece existir una considerable barrera de esterilidad en los géneros (como *Rana*) en los que nunca o rara vez se ha encontrado hibridación (Moore, 1955). Parece evidente que los diversos mecanismos de aislamiento (véase Capítulo V) difieren en la eficacia con que impiden el intercambio de genes entre las especies: en primer lugar se encuentra la esterilidad e inmediatamente después, en segundo lugar, las barreras etológicas, en tanto que las barreras ecológicas se trastornan fácilmente y, por consiguiente, son menos firmes. Es muy de desear un estudio comparativo de los mecanismos de aislamiento en grupos con poca frecuencia de hibridación (aves, reptiles, arañas) y en grupos con mayor frecuencia de hibridación (moluscos).

Naturaleza del lazo de emparejamiento

Incluso en las especies con fecundación interna, existen grandes diferencias en la frecuencia de hibridación, según la naturaleza del lazo que une a la pareja. En la mayoría de las especies de aves, por ejemplo, los machos y hembras forman una pareja definida durante la estación de la reproducción y comparten los deberes de la incubación y de criar los pollos. En tales especies que forman parejas hay, habitualmente, un período más o menos largo de "noviazgo" antes de que la copulación se verifique. Existen innumerables juegos entre la pareja durante este período, y las parejas no compuestas de individuos coespecíficos al parecer se rompen en esta etapa. Ésta es la razón por la que los híbridos sean tan raros en las aves con este tipo de lazo de emparejamiento. Los híbridos son más frecuentes entre los grupos de aves en los que la copulación no va precedida de la formación de una pareja y de un período de "noviazgo". Por ejemplo, al parecer, en la mayoría de las aves del paraíso (Paradisaeidae), uno o varios machos efectúan alardes de galanteo en el suelo y una hembra solo acude cuando está dispuesta para la fecundación. Después de haberse cumplido, ella sola hace el nido, incuba los huevos, y cría los pollos. En raras ocasiones sucede que una hembra se sienta atraída hacia una base de galanteo de una especie distinta y sea fecundada. Se conocen, al menos, 14 tipos de estos híbridos, que implican 10 géneros. El número total de ejemplares híbridos conocidos de aves del paraíso es, aproximadamente, 30 a 50, que es, de hecho, un número pequeño, si se considera que se han exportado más de 100 000 plumajes de aves del paraíso de Nueva Guinea entre 1870 y 1924. No se conocen híbridos de siete géneros de aves del paraíso de Nueva Guinea, tal vez en primer lugar, porque las especies de estos géneros son sumamente raras. La única excepción es el género *Manucodia*, con tres especies comunes entre las que no se conocen híbridos. El enigma de por qué este género no está implicado en los cruzamientos intergenéricos o interespecíficos, se resolvió por Rand (1938), que observó que las aves de este género forman pareja y los machos participan en la cría de los pollos. En ello contrastan con todas las otras aves del paraíso corrientes, con la aparente excepción de los géneros íntimamente emparentados *Phonygammus* y *Macgregoria*. Estos tres géneros no han desarrollado un dimorfismo sexual notorio ni están sujetos a hibridación. En todas las restantes familias de aves en las que no se forman parejas (al menos en ciertos géneros), se ha descrito una frecuencia relativamente alta de híbridos, muchos de ellos intergenéricos: colibríes (Trochilidae; Banks y Johnson, 1961), gallos de monte (Tetraonidae), y "manakins" (Pipridae; Parkes, 1961). Aunque la hibridación sea frecuente, como entre urogallo *(Tetrao)* y gallo lira *(Lyrurus)*, no ha dado lugar a introgresión.

La frecuencia de híbridos en estas familias se entiende fácilmente. El contacto entre machos y hembras es, al parecer, muy corto, lo que deja mucho espacio para el error y poca probabilidad de corregirlo. La falta de formación de pareja explica otra peculiaridad de estas familias, el enorme desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en los machos. Al parecer, el macho con el plumaje o con el juego de ostentación más estimulantes se ve favorecido por la probabilidad de dejar mayor descendencia y el mínimo número de híbridos y esto da gran ventaja selectiva a los que poseen plumas especiales y efectúan galanteos complicados (Sibley, 1957).

Rareza de una especie parental

Los individuos que se dan fuera del límite firme de su especie, con frecuencia tienen dificultad de encontrar una pareja coespecífica. En ausencia de estímulos adecuados, es decir, de estímulos procedentes de individuos coespecíficos, propenden a responder a estímulos inadecuados, es decir, a individuos que pertenecen a una especie diferente. Muchos de los híbridos conocidos de especies animales se encuentran en la frontera misma del ámbito geográfico normal de una de las dos especies parentales o incluso fuera de él. El "cerrojillo de Cincinnati" que parece ser un híbrido entre el cerrojillo de ala azul *(Vermivora pinus)* y el cerrojillo de la mañana *(Oporornis formosa)* se ha encontrado en una zona al sur del ámbito del cerrojillo de la mañana. Análogamente, el "cerrojillo de Potomac" procede de una región en la que escasea el cerrojillo parula *(Parula americana)*, una de las especies parentales es rara. El mismo fenómeno se ha observado en los papamoscas, picamaderos, bulbul y en otras aves, y también en peces y en muchos otros animales.

Esta regla no sólo resulta válida para la distribución geográfica en sentido estricto, sino también para la distribución vertical y para el habitat. El factor común de las tres situaciones es que un individuo puede encontrarse en una zona sin un número adecuado de animales del otro sexo que pertenezcan a la misma especie. No difiere, en principio, de la situación en que una especie forma híbridos en cautividad, en ausencia de pareja coespecífica. A veces, una de las especies parentales es más rara en una localidad que los híbridos que ha producido, o una de las especies es tan rara que su presencia sólo puede determinarse por los híbridos que se encuentran.

Trastornos de habitat

Por gran diferencia, la causa más frecuente de hibridación en animales es la rotura de las barreras de habitat, principalmente como resultado de la interferencia humana. La hibridación entre especies que normalmente están separadas por la diferencia de habitat, con frecuencia se prueba que

se debe a actividades agrícolas. La hibridación en los papamoscas del paraíso (*Terpsiphone*), en los sapos americanos (Blayr, 1941) y en las mariposas amarillas (*Colias*), al parecer se debe al trastorno de los habitats naturales efectuados por el hombre. Lo mismo puede decirse de la hibridación entre los carriceros de ala amarilla y de ala dorada (*Vermivora*), de los pinzones *Pipilo* de Méjico y de los chupadores de néctar de Nueva Guinea, y de algunos casos de hibridación entre peces. Stebbins (1950) considera que ésta es la causa más frecuente de hibridación en las plantas.

No todos los trastornos de habitat que conducen a la hibridación se deben al hombre. Hubbs y Miller (1943) han mostrado que la desecación de los desiertos del Oeste de Norteamérica ha obligado a ciertas especies de peces a reunirse en las aguas restringidas de las fuentes, lo que ha roto el mecanismo de aislamiento entre estas especies. La misma situación ha observado Kosswig (1953) y Aksiray (1952) en los ciprinodontos de Asia Menor.

Hubbs (1955) destaca el gran contraste entre las faunas de peces marinos y de peces de agua dulce y, dentro de los últimos, entre las faunas de la zona tropical y de la zona templada en lo que respecta a la frecuencia de la hibridación. La mayoría de los peces de agua dulce viven en masas de agua algo aisladas y algo temporales, donde se han producido grandes cambios en el hemisferio boreal desde la culminación de la glaciación. En tales circunstancias, una adaptación rígida a una serie fija de condiciones ecológicas resulta imposible y no se seleccionan en contra las introgresiones circunstanciales que serían un factor adverso en condiciones ecológicas estables. Sin embargo, parece que incluso en estas condiciones favorables la introgresión se produce rara vez.

Diferencia en la hibridación entre plantas y animales

Es evidente que existe una considerable diferencia entre los animales superiores y las plantas, en lo que respecta a la frecuencia de la hibridación. En contra de lo que creen algunos botánicos, la poca frecuencia de las hibridaciones de animales, ya destacada por Weismann (1902), no es una impresión artificial debida al insuficiente análisis de las especies animales. Más bien, la notoria diferencia entre estos dos reinos está correlacionada con diferencias básicas en su fisiología, estructura de poblaciones, constitución genética y necesidades ecológicas.

Los animales poseen movilidad y pueden buscar activamente tanto una pareja como un habitat convenientes. Esto permite mucha mayor especificidad y especialización que las que normalmente se encuentran en las plantas. La especiación se hace fácilmente y se produce con gran profusión. Aunque el reino vegetal sea mucho más viejo que el animal, existen

tal vez cinco veces más especies de animales que de plantas. Un aumento de variabilidad, como la causada por hibridación, suele traducirse en una menor eficacia en la elección de nicho elegido, sobre todo si éste es estrecho.

Las plantas no pueden moverse. Una semilla germina donde cae y ha de tener éxito o morir. Por ello, en las plantas, la selección natural favorece una gran plasticidad no genética así como variabilidad genética. La hibridación alimenta tal variabilidad y se ve favorecida por ella. Una frecuente hibridación es inevitable por la transferencia de polen de una planta a otra efectuada por agentes extrínsecos, como son el viento o los insectos. Esto permite muchos "errores" que conducen a hibridación. Así, tanto las necesidades ecológicas de las plantas como sus mecanismos reproductores favorecen la hibridación. Por el hecho de haber mucha hibridación y de que los híbridos sean tan viables en muchas condiciones como los tipos parentales, las presión de selección favorece el aumento de capacidad de contender con la consecuencia de la hibridación. Esto conduce a un nuevo aumento de hibridismo y, a la inversa, reduce la frecuencia de la especiación, se opone a una especiación demasiado estrecha, y da un premio a la especiación instantánea. Finalmente, como Stebbins (1950) señala, entre las plantas perennes no existe una presión de selección en favor de la elevada fecundidad, tan alta como en los animales de vida corta. Una reducción de la fecundidad debida a hibridación, no seleccionará en contra tan gravemente en estas plantas como en los animales que producen una nueva generación (incluso varias generaciones) por año.

La diferencia que se observa en la frecuencia de hibridación entre animales y plantas, es, pues, la consecuencia lógica de las sabidas diferencias en la ecología y reproducción que predominan en los dos reinos. Estas diferencias destacan, si se comparan los datos presentados en este capítulo con algunos sumarios recientes de hibridación en plantas (Stebbins, 1950: Capítulo VII, 1959; Baker, 1951; Heiser, 1949; Anderson, 1953; Grant, 1952b, 1957). Apoyarse en los datos de uno solo de los reinos (digamos de las plantas) para sacar generalizaciones sobre el papel de la hibridación en todos los organismos, ni sería científico ni está justificado por lo que sabemos.

Papel evolutivo de la hibridación

La hibridación ha desempeñado un papel importante en las teorías evolutivas de algunos autores, en tanto que otros han ignorado este factor. El atraso de la taxonomía de los animales inferiores impide hacer hoy una tasación justificada, y no puede excluirse que la hibridación sea más frecuente entre los invertebrados que entre los vertebrados mejor conocidos.

En conjunto, los distintos aspectos del significado evolutivo de la hibridación que se han destacado en el pasado, pueden clasificarse bajo tres epígrafes.

1. *Perfección de los mecanismos de aislamiento.* Se ha sugerido que la existencia de hibridación puede, en ocasiones, conducir al perfeccionamiento de los mecanismos de aislamiento siempre que los híbridos sean suficientemente raros e inviables. La validez de esta sugerencia se considerará en el Capítulo XVII.

2. *Fuente de nuevas especies.* Si los híbridos entre dos especies llegaran a formar una tercera especie coexistente con las dos especies parentales, el hecho constituiría un proceso de especiación por hibridación. Tal proceso con frecuencia se ha postulado, pero nunca se ha demostrado inequívocamente. La dificultad, excepto en el caso de la alopoliploidía, radica en cómo se mantiene separada tal población de híbridos hasta que adquiera el aislamiento en la reproducción. En el Capítulo XV se discutirá si es o no posible.

3 *Aumento de la variabilidad genética.* Se ha pretendido (Anderson, 1953) que las especies deben gran parte de su variabilidad genética a la hibridación introgresiva. Esta pretensión se basa en varios supuestos que han de considerarse antes de dar por válida esta tesis general.

El primer supuesto es que la hibridación es extensa y frecuente, pero que con frecuencia se pasa por alto. En el proceso de la hibridación introgresiva se implican dos pasos: la producción del híbrido original F_1 y el recruzamiento de este híbrido con una de las especies parentales o con ambas. En la exposición antes hecha, hemos destacado lo rara que es la producción de híbridos F_1 en los grupos mejor conocidos de animales. Los pocos casos señalados se han recogido de una literatura que abarca miles de especies. El reconocimiento de los híbridos es fácil en los grupos mejor conocidos de animales (aves, mariposas, saltamontes, *Drosophila* y otros, y faltando pruebas en contra, parece legítimo extrapolar los descubrimientos hechos en los grupos mejor conocidos a los peor conocidos. En las aves, por ejemplo, la mayoría de las especies que difieren notoriamente unas de otras en color, en canto o en los dos caracteres, y los híbridos llamaron la atención de los ornitólogos por sus cantos peculiares (McCamey, 1950). Los híbridos de laboratorio del género de grillos *Nemobius* tienen cantos muy distintivos. Estos cantos nunca se oyen en la naturaleza en la región de contacto de estas especies (Cantrall, 1943). Lo mismo puede decirse de muchos otros ortópteros y anuros.

La frecuencia real de híbridos en la naturaleza puede determinarse incuestionablemente siempre que pueda diagnosticarse inequívocamente, por ejemplo basándose en sus ordenaciones de genes. Así sucede en el género *Drosophila* donde, a pesar de la semejanza de las especies, la hibridación en la naturaleza es extraordinariamente rara. Aunque se han examinado por varios investigadores las ordenaciones de genes de más de 100 000 moscas *Drosophila* cogidas en estado salvaje, se han encontrado muy pocas veces híbridos salvajes y hasta ahora sólo entre tres pares de especies. En 31 colecciones de *D. mulleri* y *D. albrichi* hechas en los años 1940 y 1941, Patterson obtuvo 3 244 machos normales de estas especies y 30 machos híbridos. El recruzamiento no pudo verificarse porque los híbridos son completamente estériles (Patterson y Stone, 1952). Dobzhansky ha recogido *D. pseudoobscura* y *D. persimilis* durante 20 años. No encontró nunca híbridos durante este período, ni incluso durante 9 años de intensa colección en Mather, California, hasta que capturó en 1954 dos hembras de *D. persimilis* que habían sido inseminadas por machos *D. pseudoobscura*. Un tercer caso implica las especies *D. montana* y *D. flavomontana* (Patterson, 1953). A pesar de la intensa busca y de la facilidad de apreciarlo (con ayuda de criterios citológicos), aún no se ha descubierto ningún caso de introgresión en el género *Drosophila*.

La rareza de la introgresión en los mamíferos no sólo se manifiesta en la escasez original de híbridos F_1, sino también en que no se aprecia aumento de variabilidad de las especies parentales en las zonas de superposición geográfica. Aunque la hibridación no conduzca necesariamente a un aumento apreciable de la variabilidad fenotípica, por ejemplo, de caracteres sumamente multifactoriales como es el tamaño (Mayr y Rosen, 1956), se producirá un aumento de variabilidad en caracteres con una base oligogénica. Así se ha observado, de hecho, en todos los casos de hibridación. Se puede afirmar, con seguridad, que la presencia o ausencia de hibridismo puede demostrarse muy concluyentemente, si se practica una investigación atenta.

Un segundo supuesto es que la introgresión no conducirá a una rotura del aislamiento de las especies. Este supuesto pasa por alto el hecho de que el filtrado de genes de una especie a otra constituye normalmente un proceso autoacelerado. Cada introgresión efectuada con éxito debilita los mecanismos de aislamiento genético de la especie que experimenta la introgresión y da lugar a un aumento de la frecuencia de hibridación hasta que, finalmente, las dos especies quedan unidas por un enjambre híbrido continuo. El hecho de que tal enjambre híbrido se desarrolle, rara vez obliga a deducir que los individuos con introgresión se eliminan naturalmente por selección natural.

Un tercer supuesto es que la variabilidad genética añadida por la introgresión es beneficiosa y se conservará por selección natural. Este supuesto está en contra de mucho de lo que se ha descubierto en los años recientes de la coadaptación de los complejos de genes. Los genotipos que contienen combinaciones no armoniosas se seleccionan en contra, y, en los animales, casi siempre resulta inarmónica una mezcla de genes procedentes de dos especies. Un híbrido o un individuo recruzado ha perdido su

equilibrio cromosómico normal que se ha sustituido por una mezcla más o menos incompatible de genes. Si dos especies que forman híbridos pudieran intercambiar genes sencillos, cabría imaginar que ocasionalmente un gene introgresado pudiera ser superior a su homólogo "nativo". De hecho, en la hibridación las unidades intercambiadas son secciones cromosómicas internamente equilibradas que no están en equilibrio de relaciones con el resto del genotipo. Recientes pruebas experimentales indican que tales genotipos suelen tener una viabilidad notoriamente inferior. Cuando los híbridos son fecundos, pueden iniciarse poblaciones de laboratorio que consten exclusivamente de híbridos F_1. En una tal población estrictamente híbrida entre las semiespecies *Drosophila mojawensis* y *D. arizonensis*, los cromosomas *mojavensis* resultaron en conjunto superiores a los cromosomas *arizonensis*, pero la heterosis de los heterocigotes fue lo suficientemente grande para conservar la mayoría de los cromosomas o las ordenaciones de genes *arizonensis* en frecuencias apreciables (Mettler, 1957). Birch (1961) análogamente produjo poblaciones híbridas estabilizadas entre dos especies de moscas de frutas *(Dacus)*.

En poblaciones naturales suele haber una intensa selección contra la introgresión. La incapacidad para dilatarse que muestra la mayoría de las zonas de hibridación intraespecíficas (Capítulo XIII) atestigua que existe ya una gran cantidad de descompensación genética entre poblaciones diferenciadas dentro de una especie. ¡Cuánto mayores serán las dificultades de la introgresión, debidas a desequilibrio de genes y falta de coadaptación, en el caso de la hibridación interespecífica! Este desequilibrio conduce a un descenso observable de viabilidad. Epling (1947b) y otros autores han señalado que la integridad de las especies parentales no se rompe necesariamente ni en muchos casos en que los híbridos son frecuentes y fecundos, por ejemplo, en los géneros de plantas *Quercus, Salvia* y *Arctostaphylos*. En los animales, la hibridación suele causar incompatibilidades en la conducta del apareamiento, combinada con inviabilidad ecológica.

El peso total de las pruebas de que disponemos, se opone al supuesto de que la hibridación desempeñe un papel evolutivo importante entre los animales superiores. En primer lugar, los híbridos son muy raros entre estos animales, excepto en contados grupos con fecundación externa. La mayoría de tales híbridos son totalmente estériles, aunque manifiesten "vigor híbrido". Incluso los híbridos que producen gametos normales en uno o en los dos sexos, suelen carecer de éxito en la mayoría de los casos y no participan en la reproducción. Finalmente, cuando se recruzan con una de las especies parentales normalmente, producen genotipos de viabilidad inferior que se eliminan por selección natural. Por tanto, el éxito de la hibridación es un fenómeno raro entre los animales.

La hibridación y el origen de los animales domésticos

Considerando el conocido origen híbrido de muchos tipos de plantas que el hombre cosecha, se ha sugerido con frecuencia que la introgresión es la causa de la gran diversidad de la mayoría de nuestros animales domésticos. Esta opinión se ha podido rechazar para la mayoría de las especies implicadas: todas las razas de gallina doméstica derivan de *Gallus gallus* y la oveja, cabra, cerdo y pavo procede cada una de una sola especie ancestral. En contados casos (gato, ganado vacuno, caballo) hay la posibilidad de que se hayan implicado varias subespecies y que el tronco doméstico original se haya cruzado localmente con otras varias poblaciones salvajes de la misma especie. En el caso del ganado vacuno, parece que se han practicado con independencia varias domesticaciones, una procedente del *Bos taurus* salvaje (hoy extinto) del Paleártico occidental y otra procedente del *Bos banteng* salvaje, que ha dado lugar al ganado indio. Aunque se hayan cruzado recientemente, esta hibridación no tiene nada que ver con la variabilidad del ganado doméstico. Otro animal doméstico que se pretende posee origen difilético, es el perro. Su antepasado evidente es el lobo *(Canis lupus)*, pero se ha defendido que también se ha domesticado el chacal *(Canis aureus)* y que los dos han aportado genes a algunas razas de perros, particularmente a las del Antiguo Continente subtropical y tropical (incluyendo el dingo). Esta doble ascendencia del perro es muy dudosa. Matthey (1954) insiste (basándose en el análisis de los cromosomas del perro) en que el lobo es manifiestamente el único ascendiente del perro. Es, sin embargo, probable que diferentes razas geográficas del lobo (particularmente *lupus* y *pallipes*) se hayan domesticado con independencia.

Invocar la hibridación para explicar la sorprendente variedad de razas de algunos animales domésticos, parece innecesario y se recuerda las diferencias raciales que se han producido en algunas especies en menos de 100 años (periquito, pavo, zorra, visón) o en el curso de pocos siglos (canario, cobayo, conejo). Darwin destacó correctamente la extraordinaria variación de las palomas domésticas, que, sin duda, proceden exclusivamente de la *Columba livia*. Si tal variabilidad puede desarrollarse en tan corto tiempo, no puede sorprender la variabilidad del perro, conseguida por el hombre a lo largo de muchos miles de años. Los perros de los indios americanos, sin duda derivan de un solo tronco cuyo antepasado seguro es el lobo. Sin embargo, ¡qué diferencia entre un perro indio ordinario y un chihuahua sin pelo!

El alto grado de cruzamiento dentro de una misma estirpe y la selección descompensadora vinculada a la domesticidad, con frecuencia tiene resultados interesantes. Un trastorno de la homeostasis genética y del desarrollo puede descubrir componentes inesperados de la herencia de una

especie (Capítulo X). Pueden aparecer bruscamente caracteres fenotípicos que son desconocidos en la especie directamente ancestral, pero que se encuentran en otras especies del género o incluso en géneros distintos. La potencialidad en especies emparentadas de poseer caracteres homólogos se ha señalado por investigadores de mutaciones en *Drosophila*, y en particular por Vavilov ("ley de las series homólogas"). No hay necesidad de invocar la hibridación para explicar el surgimiento de tales caracteres.

Resumen

Una rotura circunstancial de mecanismos de aislamiento se ha observado en la mayoría de los grupos de animales taxonómicamente bien conocidos. De las diversas formas de hibridismo, la relativamente más frecuente es la existencia de híbridos entre especies estériles o, al menos, incapaces de reproducirse. Señales de recruzamiento con una o con ambas especies parentales se encuentran mucho más rara vez y todavía más rara es la rotura completa de la barrera entre especies que se traduce en enjambres híbridos.

La importancia evolutiva de la hibridación parece pequeña en los grupos mejor conocidos de animales. Incluso cuando se producen híbridos fecundos, el desequilibrio genético de los híbridos se traduce en un fuerte descenso de la adaptación ecológica y etológica y hay pequeña o nula introgresión. La contribución a la variabilidad genética de una población hecha por genes no eliminados, que permanecen como un residuo de introgresión, puede considerarse despreciable en comparación con la contribución hecha por la mutación y por el flujo regular de genes desde poblaciones adyacentes coespecíficas.

En vista de lo raro que son la alopoliploidia y el éxito de la hibridación es évidente que la evolución por encima del nivel de especie no desempeña virtualmente ningún papel en los animales superiores. La sistemática de los animales inferiores se conoce demasiado poco para hacer generalizaciones respecto al papel evolutivo de la hibridación. La posibilidad de que se asemeje más a las plantas que a los animales superiores no puede ni defenderse ni excluirse con los datos de que disponemos.

Capítulo VII

LA POBLACIÓN, SU VARIACIÓN Y GENÉTICA

Entre el individuo y la especie existe un nivel de integración de particular importancia para el evolucionista, el nivel indicado por la palabra *población*. Es conveniente que el estudio de las poblaciones naturales se haya constituido en una preocupación importante de varias ramas de la biología: la genética, la ecología y la sistemática. El término "población" se usa de diversos modos y recurrir a un diccionario presta poca ayuda. Los ecólogos pueden hablar de la población de plancton de un lago incluyendo los individuos de varias especies. Es costumbre hablar de la población humana refiriéndose al conjunto de individuos de una sola especie, la especie humana. Son usos legítimos del término. Bajo el impacto de la sistemática moderna y de la genética de poblaciones en biología, se va propagando el uso del término "población" para designar la *población local*, la comunidad de individuos potencialmente cruzables en una localidad dada. Todos los miembros de una población pueden definirse también como "un grupo de individuos situados de modo que dos cualesquiera de ellos tengan la misma probabilidad de emparejarse entre ellos y ocasionar descendencia", siempre que, sin duda, sean sexualmente maduros, de sexos opuestos y equivalentes con respecto a la selección sexual. La población local es, por definición e idealmente, una unidad panmixta. Una población local real, sin duda, se desviará más o menos de este ideal. Una especie en el tiempo y en el espacio se compone de numerosas poblaciones locales de este tipo, cada una de las cuales se comunica y se subordina con las otras (Wright, 1931a, 1943a, 1949a).

En vista de los diversos significados de la palabra "población", convendría tener un término técnico para la población local, que acaba de definirse. El término *natio*, usado por Semenov-Tianshansky (1910) es un poco demasiado amplio, pero otros dos términos pueden considerarse preferibles: *demo* (Gilmour y Gregor, 1939) y *ethnos* (Vogt, 1947). Por desgracia ninguno de ellos está definido rigurosamente ni se restringe con claridad a la población local. Como el término "demo" en su publi-

cación original no es más que un sinónimo innecesario del término anterior "población". podría recibir un significado más específico. En efecto, varios zoólogos, por ejemplo Simpson (1953a) y Wright (1955), adoptaron el término "demo" para designar la población local, la comunidad de cruzamiento, como se ha definido antes. Como no hay ningún otro término técnico para esta unidad evolutiva, el término "demo" ha merecido amplia aceptación, aunque no con el significado con que se usó originalmente (ni con el que se usa el término más recientemente por Gilmour y Heslop-Harrison; véase Capítulo XII).

La comprensión del papel evolutivo de la población se facilita discutiendo su relación con los dos niveles de integración adyacentes, el de individuo y el de especie. En ninguna otra especie el individuo es tan importante como en la especie humana, con su conciencia sumamente desarrollada y su tradición social. Así lo han subrayado correctamente Simpson (1941), Dobzhansky (1955a), y otros escritores que, al ocuparse del tema, destacan el extraordinario impacto de ciertos individuos sobre la sociedad humana. Sin embargo, en otros organismos que se reproducen sexualmente, el individuo es sólo un vehículo temporal, que retiene una pequeña parte del acervo de genes durante un corto período de tiempo. Puede, mediante mutación, contribuir con uno o dos nuevos genes. Puede, si posee una combinación de genes particularmente viable y productora, aumentar algo la frecuencia de ciertos genes del acervo de ellos; sin embargo, en suma, su contribución será muy pequeña en comparación con el contenido total del acervo de genes. La población efectiva total es la encarnación temporal y la manifestación visible del acervo de genes. En la población es donde los genes interactúan en numerosas combinaciones, o genotipos. Constituye la base en que se prueban nuevos genes y nuevas combinaciones de genes. La interacción continua de los genes en un acervo de genes facilita un grado de integración que permite que la población actúe como una unidad principal de la evolución.

El demo ayuda mucho a comprender cada uno de los tres conceptos de especie (Capítulo II). Su variabilidad descubre lo inadecuado del concepto tipológico-morfológico de especie. La especie multidimensional es un agregado de demos. La especie adimensional es, en cada caso concreto, un solo demo de una especie multidimensional. La interacción de una especie con otra, en una situación adimensional, es la de un demo de una especie con un demo de otra especie.

La población, además de su papel estático como representante local de la especie, posee la capacidad de cambiar con el tiempo. Este aspecto dinámico de la población posee incluso mayor significación biológica que el papel estático. La evolución, a veces, se define como un cambio en la composición genética de las "poblaciones" (Dobzhansky). Tales cambios genéticos se manifiestan en el fenotipo de varios modos y el estudio de

estos cambios fenotípicos ha constituido la base de la mayoría de las teorías evolutivas y de las hipótesis de la especiación. Un estudio de la variación de poblaciones es un requisito previo para la comprensión de estas teorías.

Tipos de variación

Desde el punto de vista evolutivo pueden distinguirse dos tipos de variación biológica: "la variación de grupo", que se refiere a diferencias entre poblaciones (que se discutirá en los Capítulos XI-XIII) y la "variación individual" que se refiere a diferencias entre individuos de una misma población (lo que constituirá el tema principal de los Capítulos VII-X). La naturaleza, procedencia, mantenimiento y funciones biológicas de esta variación individual y los factores que dan cuenta de los cambios genéticos de las poblaciones merecen una consideración detallada.

Variación individual

No hay dos individuos de una especie sexual que sean completamente iguales. Decir que el gorrión o que el lobo tienen tales y cuales caracteres. es una generalización y no siempre necesariamente correcta. Un tratamiento muy simplificado de la especie como fenómeno unitario se adoptó en el primer capítulo de este libro, sólo por sus evidentes ventajas didácticas. Sin embargo, en gran parte de la literatura taxonómica, los autores hablan de *la* especie por razones de que poseen una base histórica y filosófica. Adoptando un enfoque tipológico, suponen de hecho que todos los miembros de una especie son conforme al "tipo". Todo el que hace este supuesto se ve obligado a pasar por alto la variabilidad. Un menosprecio consciente o inconsciente de la variación es la primera causa de gran parte de las dificultades encontradas por los evolucionistas y lo que les ha llevado a establecer la mayoría de las teorías erróneas de la evolución.

La variación individual ha tenido, desde antiguo, interés práctico para el morfólogo descriptivo y todavía más para el taxonomista que necesita decidir cuáles de las "especies" descritas son meras variantes de otras antes conocidas. Una detallada discusión de este aspecto de la variación puede encontrarse en volúmenes de taxonomía (Hennig, 1950; Mayr, Linsley y Usinger, 1953; Simpson, 1961). Para el tipólogo, toda variante es meramente una copia imperfecta del *eidos*. De hecho, muchos de los primeros taxonomistas descartaban variantes de sus colecciones, como elementos perturbadores y equívocos. Sólo se conservaban los ejemplares que eran "conformes al tipo". Cuando el estudio de la evolución comenzó a progresar, hubo una tendencia a caer en el extremo opuesto. Se negó la exis-

tencia de especies: "sólo existen individuos variables". Ahora combinamos los aspectos correctos de estas opiniones contrarias en una interpretación más realista.

Lo que interesa al evolucionista no es la mera existencia de la variación, sino más bien su significado. Por el criterio de la heredabilidad, todas las manifestaciones de la variación dentro de una población pueden dividirse en variación agenética y genética. Hablando en sentido amplio, puede decirse generalizando que la variación no genética adapta al individuo, mientras que la variación genética adapta a la población. De hecho, hay estrategias alternativas de adaptación de población, una de ellas sacrifica al individuo y la otra no.

Variación no genética

Se admite de antiguo, como reacción a los conceptos de Lamarck, que carecen de importancia evolutiva las modificaciones del fenotipo que no implican cambios genéticos. La opinión no es correcta. La variación agenética * suele ser adaptativa y está controlada por selección natural, dado que factores genéticos determinan la cantidad y dirección de la flexibilidad admisible del fenotipo. Unos cuantos ejemplos pueden ayudar a poner en claro la diferencia esencial entre variación genética y agenética (Tabla VII-1).

Variación con la edad. El animal, al nacer o al salir del huevo puede ser o muy distinto o muy similar al adulto. Una ballena o una serpiente jóvenes se asemejan estrictamente al adulto, excepto en el tamaño. Una oruga es muy diferente de una mariposa y lo mismo puede decirse de las larvas de todos los insectos holometabólicos. Aún difieren más las fases larvarias de la mayoría de los parásitos animales y larvas que nadan libremente (nauplius, tornaria, etc.) de los invertebrados marinos más o menos sésiles.

La variación con la edad tiene considerable importancia práctica para el taxonomista, puesto que los variantes por la edad se han descrito con frecuencia como especies distintas. Además, esta variación tiene gran importancia y significación biológica. La importancia evolutiva de los cambios morfogenéticos a través del ciclo de vida de un individuo ha sido objeto de mucha reflexión. Fue imposible evaluar ponderadamente estos fenómenos hasta que se comprendió que un individuo está expuesto a selección en toda fase de su ciclo de vida. La variación con la edad debe interpretarse como el producto de la interacción entre la selección y la dotación de genes. Los cambios de morfología observados durante el ciclo

* No debe pasarse por alto que la capacidad de un genotipo para producir varios fenotipos está, en gran parte, bajo control genético. En lo que exponemos por "agenético" entendemos simplemente que las diferencias en cuanto tales de los fenotipos modificados no están causadas por diferencias genéticas.

TABLA VII-1. *Variación no hereditaria*

1. Variación individual con el tiempo
   a) Variación con la edad
   b) Variación estacional de un individuo
   c) Variación estacional de las generaciones
2. Variación social (castas de insectos)
3. Variación ecológica
   a) Variación de habitat (ecofenotípica)
   b) Variación inducida por condiciones ambientales temporales
   c) Variación determinada por el huésped (*)
   d) Variación dependiente de la densidad (*)
   e) Variación alométrica
   f) Variación de color neurogénica
4. Variación traumática
   a) Inducida por parásitos
   b) Variación accidental y teratológica

* Para detalles, véase Mayr, Linsley y Usinger (1953).

de vida son el resultado de dos tendencias algo antagónicas. Una es la tendencia hacia una diferenciación cada vez mayor, desde el nacimiento a la madurez, que puede traducirse en una mayor desemejanza entre los adultos de especies emparentadas que entre los inmaturos. Esta divergencia del fenotipo adulto puede también deberse, en parte, a la mayor facilidad de incorporar nuevos genes que afecten a las fases últimas del proceso de desarrollo con preferencia a las primeras. Además, donde exista el cuidado parental o la dura competencia para el apareamiento, o ambos, gran parte de la selección afectará a la fase madura. La segunda tendencia es hacia la adaptación en toda fase del ciclo de vida. Puede dar lugar a mayores diferencias entre las fases larvarias de especies relacionadas que entre los adultos, particularmente en las especies cuyas fases larvarias estén expuestas a fuertes presiones de selección. Se acentúa donde la competencia intraespecífica entre adultos e inmaturos sea alta. En lugar de discutir estos fenómenos en términos biológicos simples, abiertos al análisis, hay una desgraciada tendencia entre los embriólogos comparados, comenzando con Haeckel, y entre ciertos paleontólogos, a oscurecer los problemas elaborando una serie de términos, como anabolia, arcalaxis, cenogénesis, gerontomorfosis, hipermorfosis, paedogénesis, paedomorfosis palingénesis, proterogénesis, taquigénesis, etc. Una interpretación de los fenómenos designados por estos términos puede estudiarse en Baer (1951) y Rensch (1954).

Variación estacional. Los individuos adultos de ciertas especies de animales están sometidos a cambios estacionales del fenotipo. Por ejemplo,

los mamíferos, en las regiones templada y fría, pueden mudar en el otoño el pelo y adquirir un pelaje de invierno. Es muy conocido el pelo invernal blanco de nieve, de ciertas especies de comadrejas (*Mustela*; Hall, 1951) y liebres (*Lepus*). Un cambio estacional de plumaje es muy frecuente en las aves. El plumaje de invierno de perdiz nival (*Lagopus*) es blanco como el pelaje de invierno de los armiños. Otros tipos de aves poseen, durante parte del año, un sencillo eclipse del plumaje, que se reemplaza por el brillante plumaje nupcial antes de comenzar la estación de cría. Un abrillantamiento de los colores y un cambio de ciertas estructuras epidérmicas durante la estación de cría se producen en muchas especies de peces y en muchos invertebrados. La significación de esta variación estacional es adaptar los individuos a cambios del medio provocados por las estaciones y a sus propios ciclos de vida.

Generaciones. En organismos con una secuencia rápida de generaciones, la variación estacional puede implicar generaciones más que individuos. Son bien conocidos casos de insectos en los que las generaciones de otoño difieren de las generaciones de primavera, o los individuos de la estación seca de los individuos de la estación de lluvias. La diferencia más frecuente es la de color, pero en algunos insectos (por ejemplo, *Gerris paludum*) una generación de alas largas puede alternar con una generación áptera o de ala corta (Brinkhurst, 1959). Las diferencias, particularmente cuando sólo se implican dos generaciones por año, suelen carecer de base genética.

Merece discusión especial una forma de variación estacional: la *ciclomorfosis*, el cambio cíclico de forma en una serie de generaciones genéticamente idénticas. Así se produce en los organismos planctónicos de agua dulce, dinoflagelados, cladóceros y rotíferos que se reproducen por procesos asexuales o partenogenéticos. En algunas especies de *Daphnia*, por ejemplo, las poblaciones de primavera están constituidas por individuos de cabeza redonda, en tanto que un "yelmo" acusadamente puntiagudo distingue las generaciones nacidas durante el verano. Como los individuos de verano se producen partenogenéticamente la diferencia no puede deberse a cambio genético. Brooks (1946, 1947) ha mostrado que los cambios en la temperatura del agua y en su turbulencia están implicados en la producción de esta ciclomorfosis. Los cambios morfológicos son completamente reversibles y no tienen, fuera de toda duda, ninguna relación con la especiación. Las temperaturas altas y (al menos en *Daphnia galeata*) el aumento de turbulencia parece traducirse en un aumento de metabolismo y de la velocidad de crecimiento y éstos, a su vez, en la aparición del yelmo. No hay pruebas de que este fenotipo posea valor adaptativo (Brooks, 1957b). La variabilidad equivalente de los rotíferos ha sido estudiada por Buchner y col. (1957) y por Buchner y Mulzer (1961).

Variación de habitat. Todos estamos familiarizados por la diferencia

entre dos plantas, una plantada en buena tierra y otra en tierra pobre. El efecto directo del ambiente físico sobre el fenotipo, rara vez es tan acusado en los animales como en las plantas. Tal vez sea más acusado en los invertebrados marinos sésiles, como en las esponjas y corales, y en algunos moluscos, como las ostras; asimismo en algunos bivalvos. Según que estos animales crezcan en aguas tranquilas o en rompientes, o en aguas transparentes o ricas en planeton o fango, o crezcan en un ambiente rico o pobre en calcio (caliza), todos estos factores pueden afectar mucho al aspecto de un individuo. Los fenotipos que resultan de la modificación causada por condiciones edáficas o ecológicas de otro tipo y no son producto de diferencias genéticas, se denominan a veces ecofenotipos.

Variación no genética en peces de agua dulce. Ciertos grupos de peces de agua dulce (por ejemplo, *Coregonus Leucichthys*) muestran una plasticidad del fenotipo que excede mucho la que es habitual en los animales. Esto ha conducido a interpretaciones erróneas. Hace algunos años un autor describió muchas "subespecies" del pez *Leucichthys artedi* (Lesueur) de los lagos de Michigan y de Wisconsin, que están separados por pocos kilómetros, pero que difieren en la temperatura, pH, contenido de CO_2 combinado, y en otras propiedades químicas y físicas. Cuando las poblaciones de peces se ordenan según las características físicas y químicas de los lagos que habitan, forman la misma serie que cuando se ordenan según sus caracteres morfológicos. Incluso en un mismo lago se producen cambios morfológicos al cambiar las condiciones del agua. Por ejemplo, la población de 1928 del lago Muskellunge fue muy diferente de la población del año 1929. Por último, se demostró (Hile, 1937) que los caracteres de adulto de estos peces dependen en gran parte de su velocidad de crecimiento. Las poblaciones que crecen con mayor rapidez, tienen cabezas, maxilares, aletas pares y dorsales más cortas, pero cuerpos más anchos y menor diámetro de ojo. La velocidad de crecimiento, a su vez, depende en gran parte de la cantidad de alimento de que dispongan.

Descubrimientos paralelos ha hecho Svärdson (1950) en el *Coregonus* europeo. Dos especies que concuerdan en la velocidad de crecimiento y en las proporciones corporales, pero difieren en el número de escamas y de huesos faríngeos, estación de desove y suelo elegido para desovar, se transplantaron por separado, desde el mismo lago al norte de Suecia hacia un lago antes no ocupado por *Coregonus*. En el nuevo ámbito, una de las especies aceleró mientras que la otra retardó el crecimiento (Figura VII-1). Como resultado, las proporciones del cuerpo diferían mucho entre los dos grupos. Por otra parte, desapareció la diferencia en los números de escamas en los alevines criados en idénticas condiciones. Es evidente que, en este género, el fenotipo suele deberse a condiciones ambientales. Lo observado en *Lucichthys* y *Coregonus* no puede generalizarse. Las diferencias fenotípicas en la mayoría de las poblaciones de peces pa-

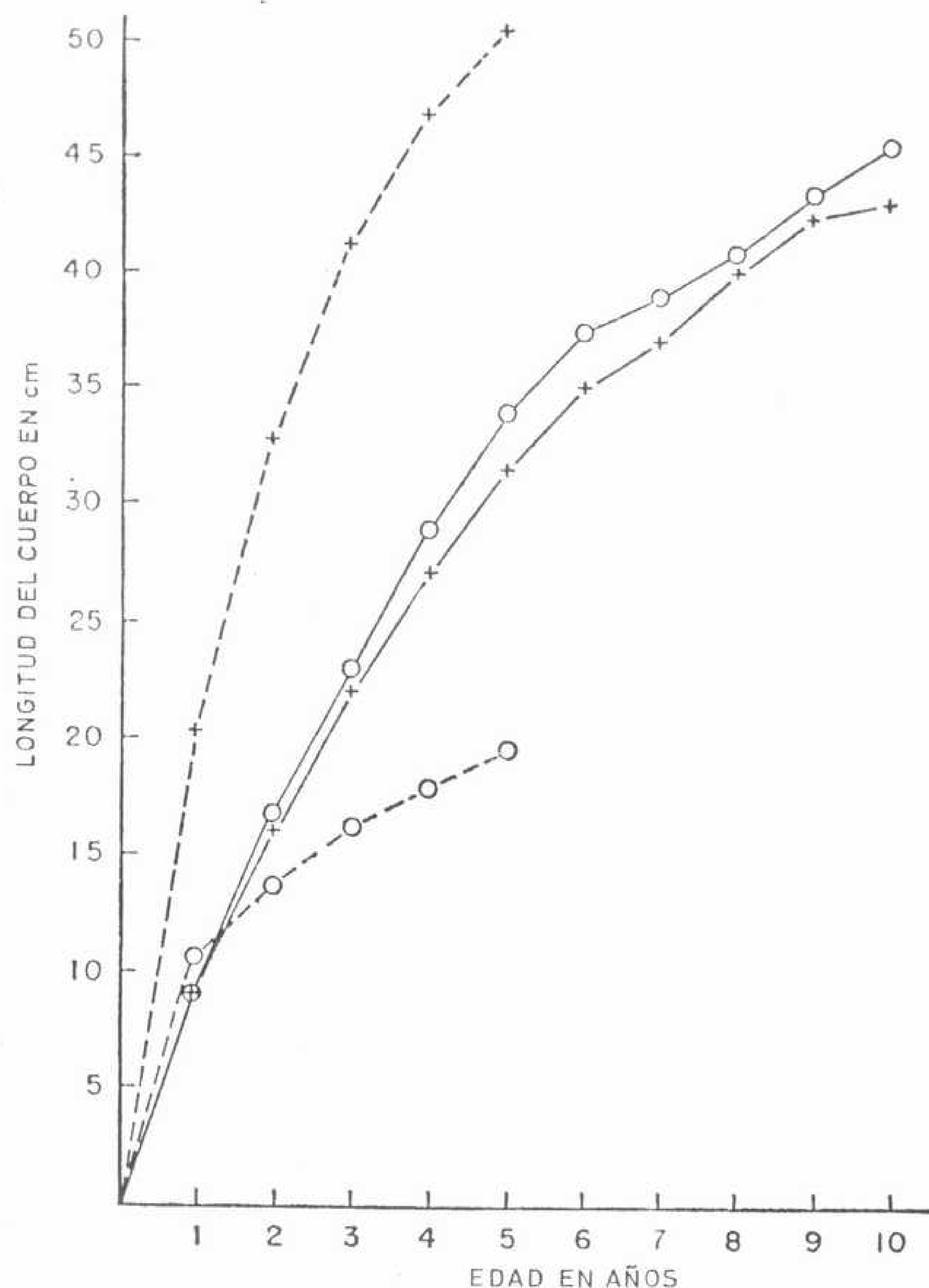


FIG. VII-1. Velocidades de crecimiento de dos especies *Coregonus*, "storsik" (círculos) y "aspsik" (cruces), en distintos lagos suecos. En el lago Uddjaur (líneas densas), las dos especies poseen velocidades casi idénticas; en el lago Kälarne (línea a trazos) se acelera el crecimiento de "aspsik" y se retarda el de "storsik". (Según Svärdson, 1950.)

recen estar determinadas genéticamente, como lo ha mostrado el trabajo de Gordon y de otros autores.

Los invertebrados de agua dulce, en conjunto, tienen un fenotipo excepcionalmente plástico (Brooks, 1957b). Por ello debe tenerse cuidado especial en la interpretación de su variación morfológica. Por ejemplo, la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre muestras del copépodo *Mixodiaptomus laciniatus*, tomadas de diferentes partes del mismo lago (lago Maggiore, Italia) no demuestran necesariamente la existencia de una variación geográfica determinada genéticamente, como pensaron los primeros investigadores (Baldi y col., 1945). Hay tanto movimiento de masas de agua en un lago pequeño que su población pelágica debe considerarse esencialmente panmixta. Las diferencias entre los fenotipos se deben probablemente a la naturaleza de las masas de agua en que se verifiquen las fases esenciales del crecimiento.

Otra variación no genética. La producción de castas genéticamente idénticas pero morfológicamente distintas en insectos sociales, reguladas por la nutrición de las larvas o las modificaciones morfológicas (¡y fisiológicas!) producidas por la acumulación en orugas *(Lepidoptera)* y en saltamontes (Brett, 1947; Key, 1950), son otras formas de variación adaptativa no genética, en último término timonadas por la selección natural.

En los animales individuales se producen cambios de color muy notorios, como respuesta a influencias ambientales (variación neurogénica), por ejemplo, a un cambio del color del sustrato. Este fenómeno tiene como paradigma el proverbial cambio del color del camaleón, y se da, con mucha frecuencia, en organismos marinos como crustáceos, cefalópodos y peces. Las babosas del género *Arion* al parecer, pueden cambiar lentamente de color pardo negro a pardo rojizo, de acuerdo con factores ambientales (Albonico, 1948), modificaciones que se superponen al polimorfismo genético de este género. Varios tipos de insectos, asociados con sustratos coloreados de modos distintos, adquieren durante su fase de larva una coloración que disimula al adulto sobre su sustrato. Así se ha mostrado por Popham (1941) para los zapateros (Hemiptera) y por Ramme (1951), Burtt (1951) y Ergene (1952, 1957) para los saltamontes. Si tales adultos se transportan pasivamente a un fondo en que destaquen, tienden a moverse incansablemente hasta que, por azar, encuentran un fondo que armonice con ellos.

¿Variabilidad genética o agenética?

De la variabilidad fenotípica observada en la naturaleza nunca puede afirmarse, sin efectuar experimentos cuidadosos de cruzamiento, qué parte debe atribuirse a una modificación agenética y qué parte a factores genéticos. Una razón de esta dificultad es que el cambio fenotípico determinado genéticamente, favorecido por selección natural en un medio determinado, puede provocarse somáticamente (sin cambio del fenotipo) por la misma condición ambiental. La cola de mamífero corta, favorecida por selección en un clima frío, se produce también como respuesta del desarrollo: los ratones criados a 26,3° tienen, por término medio, una cola de 93,1 mm, en tanto que los criados a 6,2° tienen un promedio de cola de 75,9 mm (Sumner 1909). Harrison (1959) revisó el papel del ambiente en la determinación del fenotipo.

Las contribuciones respectivas del ambiente y del genotipo al fenotipo final, se han estudiado particularmente bien en los peces. Criar un pez a temperaturas frías provoca un aumento del número de vértebras, pero las poblaciones procedentes de aguas frías tienen tendencia genética a aumentar el número de vértebras (Hubbs, 1922; Gabriel, 1944). Debemos a la labor de Taning (1952) sobre las poblaciones danesas de la trucha asal-

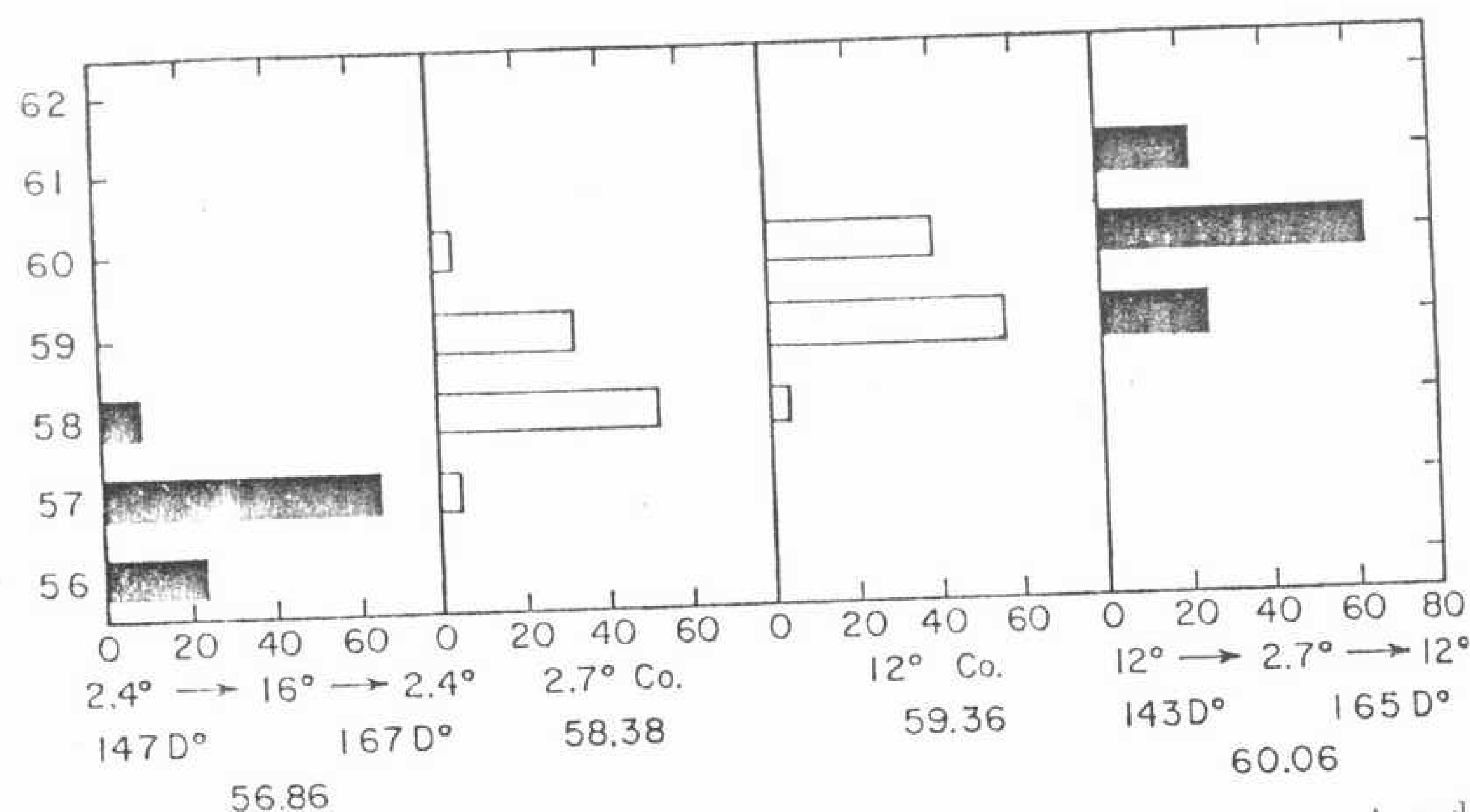


Fig. VII-2. Número de vértebras (ordenadas) en la descendencia de cuatro muestras de trucha de mar. Los animales sujetos a experimentación, en negro; los testigos, en blanco. Choque térmico (16°) durante el período de hipersensibilidad a la izquierda, choque frío (2,7°) a la derecha; D°, grados diarios desde la fecundación. Los testigos sin tratar se mantuvieron a temperaturas constantes de 2,7° o de 12°. (Según Taning, 1952.)

monada (*Salmo trutta*) la información más detallada sobre el efecto de las condiciones ambientales (temperatura, presiones de oxígeno y de CO_2) sobre la expresión fenotípica de caracteres merísticos. Los peces que se habían sometido a calor durante la fase sensible a la temperatura, poseían 56-58 vértebras, y los peces tratados por frío poseían 59-61 (Fig. VII-2). Los tratamientos por choques de calor y de frío de la trucha asalmonada danesa producen fenocopias de las razas escandinava y mediterránea de esta especie (en lo que respecta a los caracteres merísticos). Los resultados de estos estudios y otros similares tienen considerable importancia práctica, dado que diferentes "razas" o "estirpes" de peces comercialmente importantes como alimento, se caracterizan con frecuencia por diferencias en caracteres merísticos, como el número de vértebras o los radios de las aletas. Recientes estudios sugieren que muchas diferencias carecen de base genética pero que se deben a las diferentes temperaturas de las aguas en que se desarrollan las larvas de los peces. Sin embargo, la elección de los

suelos donde desovar y diversas propiedades fisiológicas de estas razas locales, es muy posible que estén determinadas genéticamente.

De modo análogo, en las serpientes, hay pruebas de la modificación no genética de caracteres fenotípicos taxonómicamente importantes (Fox, 1948b; Fox y col., 1961). La serpiente de Garter *(Thamnophis elegans terrestris)* si se mantiene en una habitación fría, produce crías con un número significativamente menor de filas de escamas longitudinales y de manchas supralabiales, ventrales, subcaudales, postoculares y laterales que las serpientes que nacen en una habitación caliente. Por ejemplo, en las hembras nacidas a temperatura fría, el número de manchas ventrales es de 130-154 (150), en las nacidas a temperaturas altas (147-167) (155).

La determinación de la contribución concreta de la herencia y del ambiente a un determinado carácter o complejo de caracteres tiene inmensa importancia en el campo de la cría de los animales. Ha conducido al desarrollo de complicados métodos estadísticos (Kempthorne, 1957; Lerner, 1950; Marther, 1949).

La importancia de la variación no genética

La aptitud del fenotipo para ser modificado por factores ambientales se ha interpretado de muchos modos distintos. Algunos naturalistas lamarckianos creen que tales modificaciones no genéticas pueden transformarse en cambios genéticos. Esto condujo a los experimentos de Standfuss y otros autores, en los que se cambiaba el color de las mariposas exponiendo las ninfas al frío o al calor. Estos fenómenos no son misteriosos si se consideran a la luz de la genética fisiológica. Después de todo, el genotipo no es un molde en el que se funden los caracteres, sino más bien, una "norma de reacción" que interactúa con el ambiente en la producción del fenotipo (Kühn, 1955). Como las velocidades de los procesos químicos cambian con la temperatura, se comprende que los cambios de temperatura puedan ir acompañados por cambios en el fenotipo. Esto no indica que tales modificaciones se hagan hereditarias.

Una pesquisa de la variación agenética en *Daphnia* y *Coregonus* tuvo particular importancia debido a que ambos géneros habían sido ya citados por los lamarckianos como ejemplos de evolución rápida bajo la influencia directa del medio. Este argumento se desplomó cuando se descubrió la naturaleza agenética de la mayoría de los cambios. De hecho, se duda incluso de la cantidad de cambio real (comparado con las pretensiones iniciales), como señalaron Wagler (1951) para el *Coregonus* trasplantado al mar de Laacher, y D'Ancona y D'Ancona (1949) para la *Daphnia* del lago Nemi.

No se comprende por qué algunos organismos posean un fenotipo muy estable mientras que otros se modifican fácilmente (Dobzhansky, 1956a).

Un medio interno estable, como el de los vertebrados de sangre caliente, contribuye indudablemente a la estabilización de los procesos del desarrollo y, por tanto, a la uniformidad del fenotipo. Sin embargo, esto no explica, por ejemplo, que la variabilidad morfológica de las aves sea, en general, inferior a la de los mamíferos. El coeficiente de variabilidad en medidas lineales de las aves a veces sólo es de 1-2.5, en tanto que en los mamíferos 3-5 son valores bajos. Tampoco explica por qué algunos insectos sean muy estables y otros muy plásticos. En las plantas, incluso en condiciones muy uniformes, el coeficiente de variabilidad, en medidas lineales, rara vez desciende a 5 (Went, 1953). (Para la estabilidad del fenotipo consúltese también los Capítulos IX y X.)

A veces se pretende que los cambios no genéticos abren la vía para mutaciones equivalentes, pero no hay pruebas de este supuesto. La capacidad del fenotipo de responder a exigencias del medio sin mutación, disminuye mucho la presión de selección. Por ello, hay que suponer que la fácil plasticidad del fenotipo ejerce un efecto retardador sobre la evolución, contrariamente a las pretensiones de los partidarios del "efecto de Baldwin" (véase Capítulo XIX).

La flexibilidad fenotípica se clasificó por Thoday (1953) en dos tipos, flexibilidad de desarrollo y flexibilidad de conducta. La flexibilidad de desarrollo, tal como suele entenderse, conduce al desarrollo de diferentes fenotipos en condiciones ambientales distintas. Hablando estrictamente, como señala Thoday, tal incapacidad del fenotipo de escapar a los dictados de una serie dada de condiciones ambientales, indica una falta real de flexibilidad de desarrollo en un sentido superior. Por otra parte, la canalización del desarrollo conduce a la formación del mismo fenotipo en las condiciones externas más variables. Esto es, pues, una señal mucho más verdadera de plasticidad de las rutas de desarrollo.

La flexibilidad de conducta incluye todos los elementos de conducta que permiten una adaptación temporal a condiciones ambientales temporales, por ejemplo, la selección de habitat y varias medidas para dominarlo (diques de las castores, nidos de termes y abejas) o facilita protección contra el ambiente. El hombre tiene esta flexibilidad de conducta en un grado muy superior a ningún otro animal y los animales en su conjunto una canalización de desarrollo superior a las plantas.

Es evidente que la modificabilidad fenotípica, la estabilidad fenotípica (debida a la canalización de desarrollo), y la flexibilidad de conducta son fenómenos biológicos de considerable importancia evolutiva. En el pasado estos fenómenos se consideraron erróneamente del dominio exclusivo del fisiólogo del desarrollo. Merecen mucha mayor atención por parte de los evolucionistas de la que han recibido hasta ahora. Waddington (1957) ha destacado correctamente este punto y ha planteado varios problemas evolutivos en términos de fisiología del desarrollo.

Variación genética

En las especies que se reproducen sexualmente no hay dos individuos genéticamente iguales, probablemente ni en la mayoría de los gemelos monocigóticos (debido a las mutaciones somáticas). Gran parte de esta variación genética contribuye a la variación del fenotipo. En consecuencia, casi todo carácter de un animal puede variar individualmente, sea un carácter morfológico, un atributo fisiológico, una estructura citológica (por ejemplo número, pauta y forma de los cromosomas) o cualquier otro. La variación morfológica puede clasificarse de varios modos. Puede referirse a caracteres *merísticos* que pueden contarse, como números de vértebras o escamas, a caracteres *cuantitativos* que pueden medirse, como dimensiones o peso, o a caracteres *cualitativos*, como la presencia o ausencia de manchas. Se trata simplemente de una cuestión de convenio; la base genética para estas clases de caracteres es la misma. Los reptiles, peces y artrópodos suelen poseer muchos caracteres merísticos, mientras que las aves, mamíferos y moluscos varían principalmente en caracteres no merísticos. La variación puede también clasificarse en *continua* (grande *versus* pequeña, oscura *vs.* clara) o *discontinua* (ojos azules *vs.* ojos pardos, manchas blancas *vs.* sin manchas blancas). La existencia de varios tipos discontinuos dentro de la misma población se considerará luego bajo el epígrafe de *Polimorfismo*.

No puede insistirse nunca lo bastante en el hecho de que, en cuanto sabemos, todos estos tipos de variación tienen esencialmente la misma base genética. Durante la última parte del siglo pasado y las primeras décadas de éste, se entabló una agria disputa entre los biométricos (Pearson y col.) y los primeros mendelianos (De Vries, Bateson y col.) con respecto a la variación continua y discontinua. Los mendelianos pensaban que un simple estudio de las frecuencias resolvería todas las dificultades, en tanto que los biométricos consideraban la variación discontinua como una excepción sin consecuencia. Acusaban a los mendelianos, en aquel tiempo no sin razón, de no haber resuelto la genética de la variación continua, que es el tipo de variación que parece más importante a los evolucionistas en general y en particular a los que se interesan por la selección y la adaptación.

La disputa se resolvió cuando se mostró que los factores múltiples ejercen efectos pequeños similares a los que produce el cuadro de la variación continua, y que la continuidad aparente de la variación sería aún más difícil de resolver, si el efecto de estos genes fuera pequeño en relación con las modificaciones no hereditarias del mismo carácter (Mather, 1943). Aunque la base del factor múltiple de la variación continua se había sospechado ya al comienzo de la historia de la genética (Johannsen, Nilsson-Ehle, East, Baur), los primeros intentos de analizarlo (Castle, MacDowell,

Payne) no contribuyeron mucho a su conocimiento. Hasta que no se idearon nuevos instrumentos matemáticos, no se hicieron progresos importantes en este campo. En tanto que la genética mendeliana se ocupa, en lo posible, de los análisis de factores aislados, singulares, la genética de la variación continua se ocupa de la variación total de un carácter, pero no puede precisar la contribución que corresponde a cada uno de los factores genéticos individuales (Mather, 1943, 1949, 1953; Lerner, 1950). Las pruebas genéticas disponibles concuerdan con el supuesto de que la variación continua y la discontinua tienen, en principio, la misma base genética, cualquiera que sea la diferencia superficial de los fenómenos apreciables. Y, sin embargo, hay una diferencia sutil. En el estudio de la variación discontinua (polimorfismo) podemos descubrir la acción inmediata de un gene individual sobre el fenotipo. Los efectos genéticos multifactoriales que se manifiestan en la variación continua parecen, en cambio, radicar más en la interacción de genes que en sus acciones individuales. Esto, pues, constituye un nivel de complejidad superior que los efectos de un solo gene. Aunque esta separación sea artificial (no hay genes que no interactúen), los dos aspectos de la acción de los genes se usarán como categorías arbitrarias para separar el material sobre la genética de poblaciones en dos capítulos distintos. En este capítulo prestaremos atención preferente al punto de vista que podemos llamar de la genética clásica, que se ocupa de los aspectos atomísticos, particulados y aditivos de los genes. Donde se implique el cambio evolutivo de poblaciones completas, como en la especiación, adquieren especial importancia las consecuencias de la interacción de genes. Este tema se tratará en un capítulo aparte (Capítulo X).

Un carácter cuya variación sea estrictamente continua, como el tamaño del cuerpo en la mayoría de los animales, tendrá una base genética sumamente compleja, mientras que un carácter con variación discontinua estará regulado por un corto número de genes, de hecho suele estarlo por alelos de un solo locus. Por razones didácticas, será conveniente comenzar el estudio de la genética de las poblaciones naturales por caracteres cuya determinación genética esté regulada por un locus o por contados loci. Los caracteres que muestran polimorfismo resultan particularmente apropiados para este propósito.

Polimorfismo

La existencia de fenotipos discontinuos dentro de una especie no es un hecho extraño en el reino animal. Se producen en forma de rarezas notorias como los albinos, o pueden ser componentes normales de una población de una especie, como los pelirrojos en la población humana blanca.

El polimorfismo siempre se refiere a variabilidad *dentro* de una población. Originalmente se definió como "la existencia de varios tipos discontinuos notoriamente diferentes dentro de una sola población que se cruza". El término "polimorfo" debe distinguirse estrictamente de "politípico", término que se aplica a categorías compuestas. Una especie es politípica si está compuesta de varias subespecies, un género es politípico si está compuesto de varias especies. Toda población humana, por ejemplo, es polimórfica, pero la especie humana en su conjunto es politípica (Haldane, 1949a).

Cuando se troqueló por primera vez el término "polimorfo" se utilizó de modo bastante vago para todo tipo de variación fenotípica, sin considerar su base genética. Las hormigas y los termes se denominaron polimorfos porque sus castas difieren morfológicamente, aunque son genéticamente idénticas en casi todos los casos. De una especie, como la garza azul pequeña (*Florida caerulea*) se dice que es polimorfa porque los jóvenes son blancos y los adultos azules. Ciertos escarabajos —ciervo volante— se consideran polimorfos, porque debido al crecimiento alométrico, los individuos pequeños poseen cuernos muy cortos y los individuos mayores cuernos largos (Mayr, Linsley y Usinger, 1953). Con el fin de hacer más manejable y preciso el término "polimorfismo" hay tendencia a restringirlo al polimorfismo genético. Como no debemos dejar a la variación no genética sin nombre, se ha propuesto designarla con el término "polifenismo". El polifenismo es discontinuo cuando existen castas definidas (ciertos insectos sociales) o etapas definidas del ciclo de vida (larvas *vs.* adultos; sexual *vs.* partenogenético) o formas estacionales definidas (seco *vs.* húmedo; primavera *vs.* verano). El polifenismo puede ser continuo, como en las ciclomorfosis de los organismos de agua dulce y en alguna otra variación estacional. Huxley (1955b) ha propuesto el término "morfismo" para sustituir "polimorfismo genético". Sin embargo, como las especies invariables poseen al menos un "morfo", el tipo salvaje normal, el término "morfismo" no consigue expresar lo que indica el prefijo *poli*, a saber, la existencia de varias variantes. La aceptación del término "morfismo" para la variabilidad genética discontinua podría, por este motivo, conducir a error. Sin embargo, el término "morph" (Huxley), morfo, es una designación conveniente para las variantes que contribuyen al polimorfismo y que en el pasado se han designado de modos diversos, como variantes, mutantes, formas o fases.

Los variantes polimorfos ("morfos") a veces difieren notablemente del tipo "normal" de la población, de modo que muchos morfos se describieron originalmente como especies distintas. De hecho, el fenómeno del polimorfismo ha confundido mucho al taxonomista, en particular a los que se adherían a un concepto de especie estrictamente morfológico. Sin embargo, es evidente que, por distintas que tales variantes intrapoblacio-

nales puedan ser superficialmente, no son especies diferentes ni tampoco subespecies o "razas". El caracol terrestre con bandas de Florida *(Liguus fasciatus)* tiene numerosos morfos. Uno de los tratados típicos de este grupo llega a reconocer ocho diferentes "subespecies" a partir de un solo "key" de Florida (Lower Matecumbe Key) así como cuatro o cinco "subespecies" en un solo "hammock" de Florida. Es innecesario decir que estas variantes de color dentro de una población, no son ni subespecies ni razas. Con el fin de desarraigar tal terminología errónea, habría que destacar claramente que un fenotipo dentro de una población no constituye una raza. Las zorras plateadas, los hamster negros, los rubios de una población local europea, y los individuos Rh negativos no constituyen razas. Hay que tener presente que el polimorfismo es un fenómeno interior a una población, en tanto que la raza es un fenómeno entre poblaciones distintas.

El polimorfismo mereció mucha atención por parte de los taxonomistas durante el período de De Vries de la genética, cuando se creía que las especies se originaban por macromutación. Cada morfo se consideraba una especie incipiente. La importancia actual del polimorfismo, después de haberse demostrado que aquella interpretación primera era errónea, es que su estudio constituye un conveniente enfoque para entender la genética de poblaciones. Los genes implicados en el polimorfismo, poseen, en general, efectos discontinuos y pueden distinguirse diferentes genotipos (excepto algunos heterocigotes) por los fenotipos. Tales genes son, por ello, mucho más fáciles de analizar que la gran mayoría de los genes de una población, que son más o menos crípticos. Así, el método de trabajo para estudiar el polimorfismo corresponde al de la genética clásica, que también seleccionaba como material de estudio los genes con efectos notorios y plena penetrancia. Un estudio de los genes polimorfos constituye una introducción particularmente útil a la genética de poblaciones.

La frecuencia de polimorfismo. El polimorfismo está sumamente extendido. Se ha registrado prácticamente en todas las clases de animales desde los protozoos a los vertebrados. En las aves se conocen más de 100 casos de morfos descritos inicialmente como especies distintas. Tales casos se han resumido por Stresemann (1926), Mayr (1942, 1951a) y Huxley (1955a). La literatura sobre polimorfismo se ha hecho tan enorme que hemos de referirnos a resúmenes recientes (da Cunha, 1955; Dobzhansky, 1951; Ford, 1940, 1945, 1953; Huxley, 1942, 1955a, 1955b; Kennedy, 1961; Remington, 1958); otras comunicaciones adicionales de polimorfismo son las de Zimmermann (1961) sobre *Clethrionomys*, Hrubant (1955) sobre *Otus*, Kramer (1941) sobre *Lacerta*, Volpe (1955, 1961) y Pyburn (1961) sobre anuros, Haskins y col. (1961) sobre *Lebistes reticulatus*, Fryer (1959) sobre cíclidos y la de Lattin (1951) sobre isópodos terrestres. Casos particularmente bien analizados son los del hamster *Cricetus cricetus* (Gershenson,

1945), la del pez *Xiphophorus maculatus* (Gordon, 1947; Gordon y Gordon, 1950, 1957), de la mariposa *Colias* (Hovanitz, 1953; Remington, 1954) y de la polilla *Panaxia* (Ford, 1953; Sheppard, 1953a, 1961). Ciertos aspectos de estos casos se discutirán luego. Se han hecho análisis detallados del polimorfismo en varias especies de animales marinos: *Tisbe reticulata* (copépodos) (Bocquet, 1951), *Sphaeroma* (isópodos) (Bocquet, Lévi y Teissier, 1951), y *Jaera marina* (isópodos) (Bocquet, 1953).

El reconocimiento del polimorfismo. La naturaleza genética de un caso dudoso de polimorfismo se establece del modo más fácil criando los animales. Muchas especies, en particular los vertebrados, no pueden criarse en el laboratorio, por lo que resulta imposible un análisis genético convencional. Sin embargo, puede intentarse el análisis, examinando crías en la naturaleza o la descendencia de hembras capturadas preñadas, o abriendo en el laboratorio huevos o masas de huevos recientemente puestos. Dos especies, por lo demás análogas, de halcones australianos se consideraron durante largo tiempo especies separadas, porque una *(Accipiter cinereus)* es gris y la otra *(A. novaehollandiae)* es blanca de nieve. La hipótesis de que fueran variantes polimorfas de una sola especie no se aceptó hasta que se encontraron nidos con crías unas grises y otras blancas. Otro interesante caso es el de la serpiente real *(Lampropeltis getulus)* de San Diego County, California. Las hay de dos pautas de color, una rayada, denominada *californiae* en 1835, y otra con anillos, denominada *boylii* en 1853. Estos dos tipos se consideraron especies plenas hasta que Klauber (1939, 1944) encontró 44 crías con anillos y 13 rayadas en la descendencia de madres con anillos y 12 con anillos y 52 rayadas en la descendencia de madres rayadas. Estas frecuencias se acercan mucho a lo que cabría esperar, si las dos tipos se consideraran morfos de una sola población (Dunn, en Mayr, 1944), y esta interpretación se acepta hoy universalmente. L. C. Dunn (en Mayr, 1944), Coin (1947, 1950) y Hrubant (1955) enseñan cómo deben analizarse estas crías aplicando simplemente la fórmula de Hardy-Weinberg.

Caracteres polimorfos. El sufijo (morfismo) sugiere una limitación del fenómeno a caracteres estructurales. De hecho, el término "polimorfismo" cubre todo carácter fenotípico, puede ser morfológico, fisiológico o de conducta, siempre que esté genéticamente controlado y sea más o menos discontinuo en su expresión fenotípica. El polimorfismo de color, por ser un carácter tan notorio, es el que se describe con más frecuencia, pero la presencia o ausencia de ciertas estructuras dentarias en los mamíferos, las venas de las alas o las alas enteras en los insectos, el modo de enrollarse la concha de los caracoles (dextral *vs.* sinistral) y la asimetría en los peces planos, son otros casos muy conocidos de polimorfismo. Un grupo de caracteres muy amplio y de creciente importancia es el de los genes de grupo sanguíneo en los vertebrados, que resulta polimorfo no sólo en el

hombre (Race y Sanger, 1954) sino también en otros mamíferos (Mourant, 1954) y en las aves (Irwin, 1947).

La base genética. El polimorfismo resulta de la existencia simultánea en una población de varios factores genéticos (aleles u ordenaciones de genes) con efectos fenotípicos discontinuos. Con mucha frecuencia hay, simplemente dos tipos alternativos ("dimorfismo"), como son los fenotipos masculino y femenino o las mariposas *Colias* blanca *vs.* coloreada. En otros casos se producen más de dos morfos, a veces una docena, una veintena o más.

El análisis genético sólo se ha completado en contados casos. Por ejemplo, la genética de las bandas en el caracol *Cepaea nemoralis* estudiada durante más de 50 años todavía no está completamente entendida (Cain y Sheppard, 1957). En una serie de casos (como son los genes para las manchas en los escarabajos coccinélidos, los genes de los dibujos en los saltamontes y los grupos sanguíneos en el ganado) el polimorfismo está regulado por una gran serie de aleles múltiples (o por pseudoaleles en loci íntimamente ligados). La razón para una tal serie grande de aleles no está completamente en claro. Se ha sugerido que la reducción de la frecuencia de homocigotes tal vez constituya una ventaja selectiva.

El fenotipo más frecuente en una población polimorfa no significa que sea necesariamente el causado por el gene "dominante". La dominancia genética no equivale al predominio numérico. Por ejemplo, el gene recesivo en la polilla dimorfa *Leucodontia bicoloria* es en la mayoría de los distritos mucho más frecuente que su alele dominante (Suomalainen, 1941). Lo mismo puede decirse de *Cepaea nemoralis* donde hay en muchas localidades genes recesivos más numerosos que los aleles dominantes. No está completamente en claro por qué el alele más frecuente en una serie de aleles múltiples sea con tanta frecuencia el recesivo universal. Puede ser en parte debido a que sea ventaja selectiva la equivalencia numérica de varios fenotipos. También debe recordarse que los genes morfos se seleccionan en la mayoría de los casos por su efecto fisiológico y que un gene que es recesivo en cuanto a su aportación morfológica al fenotipo, puede ser dominante con respecto a su fenotipo fisiológico. Tal dominancia permitiría la difusión rápida de un gene recesivo morfológicamente.

Varios cambios en la estructura de los cromosomas constituyen una clase especial de caracteres polimorfos. Entre ellos se incluyen los cromosomas supernumerarios, fusiones, translocaciones e inversiones. El genosomas y el fenotipo coinciden en este tipo de polimorfismo; de hecho, el tipo y el material genético mismo tiene ordenación polimorfa. En tales casos, la revelación del genotipo por su fenotipo permite un análisis genético completo, mientras que, en la mayoría de los casos de polimorfismo génico, el reconocimiento de los heterocigotes se impide por la dominancia. Las diver-

sas formas de polimorfismo citológico en los animales se han tratado magistralmente por White (1954). El polimorfismo en el número de cromosomas se produce con máxima frecuencia por una fusión (sub)terminal de dos cromosomas bacilares (acrocéntricos) en un solo cromosoma metacéntrico (en forma de V). La fragmentación de cromosomas es más difícil de conseguir con éxito, porque requiere la adquisición de nuevos centrómeros y posiblemente de telómeros y se ha sugerido por White (1957b) que esto sólo puede conseguirse por una suerte de translocación. El polimorfismo con respecto a la fusión o fragmentación de cromosomas se ha registrado en varios insectos, un molusco y una especie de mamífero, *Sorex araneus* (Ford, Hamerton y Sharman, 1957; Meylan, 1961). Estos mismos acontecimientos explican por qué subespecies o semiespecies con frecuencia difieren notoriamente en el número de cromosomas (por ejemplo, *Gerbillus pyraramidum*, Wharman y Zahavi, 1955).

Ordenaciones de genes. Un tipo particularmente sugerente de polimorfismo cromosómico es el causado por la inversión de secciones de cromosomas. En vista del destacado interés de este fenómeno, hemos de decir unas palabras de él, aunque para un estudio completo nos remitimos a los textos de genética y citología (Dobzhansky, 1951; White, 1954) y a la literatura especial (Patterson y Stone, 1952; White, 1957a; Wallace, 1954a; da Cunha, 1955; Stone, 1956; Stone y col., 1960; Dobzhansky, 1961). Los genes se disponen a lo largo de los cromosomas en una secuencia esencialmente lineal. Si un cromosoma se rompe en dos lugares y la pieza central gira (se invierte) la secuencia *ABCDEF* puede transformarse en *AEDCBF* (Fig. VII-3). Esta transformación se denomina "inversión". En *Drosophila* y en algunos otros géneros de dípteros, como son *Chironomus*, *Simulium*, y *Anopheles*, los cromosomas gigantes de la glándula salival permiten estudiar directamente las secuencias de los genes. Las diferentes partes de



FIG. VII-3. Cambio de la secuencia de genes por la sola inversión del segmento de cromosomas BCDE. El rizo permite el emparejamiento de los cromosomas original e invertido. (Según Dobzhansky, 1951.)

estos cromosomas se tiñen de modo distinto y dan una pauta muy individualizada de bandas claras y oscuras que permiten la identificación de las diversas ordenaciones de genes. Dubinin, Sturtevant y, en particular, Dobzhansky, Patterson y sus colaboradores han mostrado que pueden co-

existir en una población varias ordenaciones alternativas de genes y que tal polimorfismo de ordenaciones de genes es muy frecuente en poblaciones naturales de la mayoría de las especies de *Drosophila*. El tercer cromosoma de *Drosophila pseudoobscura*, por ejemplo, tiene al menos 16 ordenaciones de genes distintas que se conozcan, y *D. willistoni* más de 50. No están distribuidas al azar por todo el margen de la especie, sino que cada ordenación alcanza un máximo de frecuencia en cierta zona y puede faltar totalmente en otro lugar, particularmente en poblaciones periféricas. Esta pauta de distribución se atribuyó primero a accidentes históricos del demuestre, pero ahora se considera evidente que está regulada por selección (Mayr, 1954; Dobzhansky, 1951). En los heterocigotes de inversión la recombinación se reduce mucho en la sección del cromosoma invertido. El complejo de genes en la sección invertida tenderá a funcionar como una unidad, como un "supergene". Se seleccionará particularmente por su viabilidad en estado de heterocigote (Dobzhansky, 1951; Wallace, 1954a). El estudio experimental de estas ordenaciones de genes en jaulas de población ha contribuido mucho a nuestra comprensión del polimorfismo y de la variabilidad de poblaciones en general.

Discontinuidad del fenotipo y selección. El polimorfismo difiere de otros tipos de variabilidad genética de poblaciones en un solo respecto, la producción de varios fenotipos discontinuos que coexisten en la misma población. Si el fenotipo visible mismo tiene un valor selectivo definido, como sucede en organismos que se dan sobre sustratos de distinto color (*Cepacea*, *Littorina*), puede construirse un modelo de selección. Pero no hay ninguna ventaja selectiva aparente en las numerosas combinaciones posibles de la supresión de una o de varias de las cinco bandas de *Cepaea nemoralis*, o en el número de manchas de los escarabajos coccinélidos. ¿Por qué la mancha es redonda en algunos ejemplares de *Xiphophorus maculatus*, y semilunar o bien en forma de cometa, en otros ejemplares? (Fig. VII-4). La respuesta es, en parte, que el genotipo es el resultado de la selección para todos los aspectos del fenotipo y no sólo de los visibles (Dobzhansky, 1956a). El aspecto particular del fenotipo visible es un problema y otro la discontinuidad acusada entre diferentes fenotipos.

En los primeros tiempos del mendelismo había tendencia a menospreciar la frecuencia de la variación continua. El péndulo oscila ahora hacia el extremo opuesto. Casi todos los casos de polimorfismo fenotípico se ha pretendido por algunos autores que resultan de una "selección disruptiva". Me parece que este proceso sólo se cumple en una pequeña minoría de casos. ¿Cómo aplicarlo a las manchas de los coccinélidos, a las bandas de los caracoles, a los grupos sanguíneos o a las fases de color en las aves? De hecho, sólo sé de dos casos de fenotipos discontinuos de animales, los que se dan en el polimorfismo mimético y en el polimorfismo sexual, en los que la causa parezca ser la selección disruptiva. En los restantes casos,

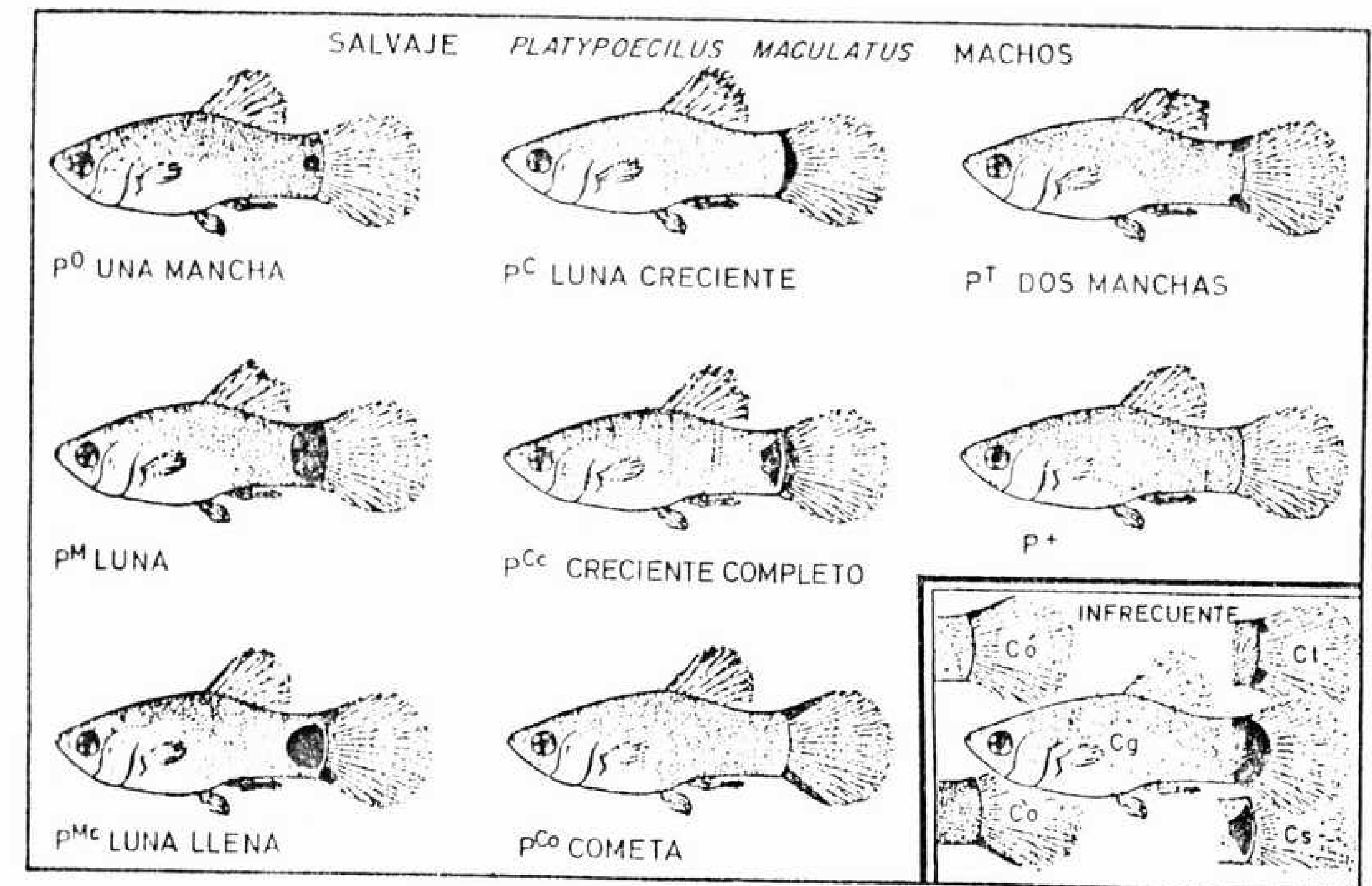


FIG. VII-4. Morfos con ocho pautas de cola en el pez *Xiphophorus maculatus*, producido por un locus de un solo gene con aleles múltiples. Los cinco morfos adicionales son raros. (Según Gordon, 1947.)

el polimorfismo fenotípico parece haber sido resultado directo de la mutación original y sostenerse bien, porque contribuye directamente a la adaptación (polimorfismo sustrato) o porque el mismo gene posee efectos secundarios fisiológicos que contribuyen a la adaptación o, por ambas razones. Esta afirmación no debe ignorar el hecho de que la selección natural puede dominar la dominancia de tales morfos y otras propiedades que afecten a la adaptación.

Series de polimorfos homólogos. Ciertos tipos de polimorfismos son característicos de géneros o familias completos de animales. El polimorfismo en las bandas está muy extendido entre los moluscos gastrópodos (caracoles) en los que se dan tanto en géneros terrestres (por ejemplo, *Cepaea*, *Liguus*, *Hemitrochus*) como marinos (por ejemplo, *Thais*, *Littorina*). El polimorfismo en las manchas está muy extendido en los escarabajos coccinélidos, el albinismo en las mariposas *Pieris*, los grupos sanguíneos en mamíferos y aves, las inversiones cromosómicas en *Drosophila* y en otros dípteros y los cromosomas supernumerarios en los saltamontes para mencionar sólo unos cuantos ejemplos notorios. La amplia distribución de un solo tipo de polimorfismo en familias y órdenes enteros sugiere, no sólo que posee un significado selectivo importante, sino que también tiene considerable antigüedad filogénica. Es de suponer que, en algún momento de la

historia de la rama filética, un mecanismo heterótico particularmente valioso llegó a enlazarse con polimorfismo fenotípico y después se ha mantenido en todo el grupo. El fenotipo visible, como las manchas o bandas, se mantiene, no por selección, sino por ser un subproducto de un mecanismo fisiológico genético favorecido por selección y porque el fenotipo no se selecciona en contra.

En el polimorfismo, como en tantos otros campos de la investigación evolutiva, el principal problema planteado se refiere a la relación entre los genotipos favorecidos por selección y el desarrollo del fenotipo visible. Por ejemplo, se sabe que el polimorfismo se debe a la penetrancia de una serie alélica en el fenotipo visible. Sin embargo, toda población posee series alélicas en docenas, si no es en centenares o incluso en millares, de loci. Casi todas estas series son crípticas; no se manifiestan en el fenotipo visible. ¿Por qué el polimorfismo visible se restringe a tan pocos loci?

Además, entre dos géneros simpátridas comunes ¿por qué uno, como *Adalia*, ha de ser sumamente polimorfo, en tanto que géneros emparentados y bastante similares, como *Coccinella*, contiene especies en general monomorfas? Probablemente, las inversiones cromosómicas abundan en algunas especies de *Drosophila*, pero son raras o faltan en otras. La especie frecuente y con éxito *D. virilis* carece de inversiones cromosómicas en contraste con todas sus parientes próximas. Hay pocas diferencias de inversión entre las especies genuinas *mulleri*, *aldrichi*, *arizonensis* y *mojavensis*, o entre *repleta*, *neorepleta*, *melanopalpa*, *canapalpa* y *limensis*, que se dan en estado de heterocigote en muchas poblaciones de *pseudoobscura*, *melanica*, *subobscura* y *willistoni* (Patterson y Stone, 1952; da Cunha, 1955). Sin embargo, la diversidad genética bien establecida de especies extendidas, con éxito (Capítulo XIII) no ofrece una explicación real, dado que existe uniformidad de fenotipo en unas especies y géneros y polimorfismo en otros. Muchas formas de polimorfismo fenotípico, sin embargo, están favorecidas por selección (Capítulo IX).

La base genética de caracteres

La existencia de polimorfismo plantea numerosas cuestiones. Por ejemplo: ¿por qué no todos los individuos de una población son idénticos en su apariencia? ¿Se debe a que la diversidad constituye una ventaja selectiva para la población o a que el polimorfismo se tolera por la razón diametralmente opuesta, a saber, porque las diferencias fenotípicas son neutras en lo que respecta a la selección?

Los argumentos en favor de ambas posibilidades se han discutido desde que alguien comenzó a pensar sobre el posible significado evolutivo del polimorfismo, y la controversia en modo alguno ha terminado. En tiempos opiné que la mayoría del polimorfismo es indiferente (Mayr, 1942). Me preguntaba por qué un caracol con una sola banda oscura sobre su concha había de estar más favorecido por selección natural que un individuo con tres o cinco bandas (o viceversa). O por qué el número de manchas de los élitros de una mariquita (coccinélido) o la forma de la mancha negra de la cola de un pez habría de afectar la viabilidad de su portador. Tales cuestiones revelan una falta de comprensión seria, ya que se basan en el supuesto implícito de que un gene no produce sino un solo carácter y que el destino de un gene en una población depende del "valor" de este carácter visible que produce. Nada puede ser más erróneo, pues la hipótesis de "un gene, un carácter" del comienzo del mendelismo, no tiene en cuenta la diferencia fundamental entre genotipo y fenotipo. Una comprensión de la relación entre gene y carácter está en la base de una comprensión no sólo del polimorfismo, sino de toda la variación genética de poblaciones. Así, pues, una discusión de este problema debe ir precedida por la discusión de los factores responsables del mantenimiento del polimorfismo y otras formas de variación genética.

La fisiología de los genes. El fenotipo visible no es sino una parte limitada de todas las manifestaciones del genotipo. Una pauta de color es el producto final de un proceso fisiológico de diferenciación y es sumamente improbable que ningún gene que afecte la fisiología de un organismo haya de carecer de efecto sobre la viabilidad. Un gene elabora un "producto de gene" que probablemente es un enzima o parte de un enzima, que interactúa con los productos respectivos de otros genes. Estos productos se difunden a otras células. Estimulan o inhiben el crecimiento y afectan la fisiología total de un número inesperadamente grande de modos distintos. Parece sumamente improbable que todas estas acciones de genes carezcan de todo efecto sobre la probabilidad de supervivencia en todas las situaciones ambientales en las que en número casi ilimitado, puede encontrarse el organismo. De hecho, como veremos a continuación, no hay pruebas de la existencia de genes que permanezcan selectivamente indiferentes ("neutros") en todos los ambiente físicos, bióticos y genéticos.

Efectos múltiples de los genes (pleiotropía). La capacidad de un gene de afectar varios aspectos distintos del fenotipo se denomina pleiotropía. Todo gene bien estudiado ha demostrado ser pleiótropo en mayor o menor grado (Caspari, 1952; Grüneberg, 1952; Kühn, 1955; Hadorn, 1956). Evidentemente, es una ingenuidad considerar un gene como un molde en el que se funde un carácter. No existe tal molde para las astas de un ciervo ni para el color de un ave del paraíso. La diversidad de manifestaciones de un gene es, a veces, sorprendente. Casi todos los genes para el "color de la piel" del ratón doméstico que se conocen, parecen ejercer algún efecto sobre el tamaño del cuerpo. De 17 mutaciones del color de los ojos, inducidas por rayos X en *Drosophila melanogaster*, 14 mostraban efectos definidos sobre algún carácter aparentemente muy independiente, como son

la forma de la espermateca esclerótica de la hembra (Dobzhansky y Holz, 1943).

Más importante es el hecho de que la pleiotropía con frecuencia afecta caracteres que tienen la máxima importancia evolutiva, como la fertilidad, la fecundidad, el vigor sexual, la longevidad y la tolerancia a condiciones extremas del medio. En organismos bien estudiados, como *Drosophila* y *Ephestia*, se ha encontrado que mutaciones conocidas de siempre, afectan uno u otro de los componentes de la adaptación y habitualmente varios simultáneamente. Se ensayaron en su capacidad de vuelo 33 estirpes mutantes escogidas al azar de *Drosophila melanogaster* y se observó que la capacidad estaba intacta en menos de una tercera parte, y que el 24 por ciento había perdido completa o casi completamente la capacidad de volar, aunque en muchas de ellas la estructura de las alas era del todo normal (Williams y Reed, 1944). Las larvas de una estirpe resistente al DDT de mosca doméstica *(Musca domestica)* se desarrollan más rápidamente y sobreviven mejor en densidades de población elevadas, que las larvas de una estirpe susceptible; ambas estirpes proceden de una sola estirpe parental por selección divergente (Bögglid y Keiding, 1958). Un gene (*a*) que afecte la pigmentación del ojo en la polilla de la harina *Ephestia kuehniella*, posee otros diez efectos conocidos morfológicos y fisiológicos (Caspari, 1949; Tabla VII-2). Un análisis ulterior mostró que el efecto básico de este gene es su incapacidad de sintetizar quinurenina, un precursor del triptófano. La acción pleiótropa de este gene parece deberse a sus efectos sobre todo proceso bioquímico del cuerpo en el que la reacción quinurenina-triptófano desempeñe un papel. El ejemplo puede usarse como modelo general de la acción de genes, aunque puede estar implicado cualquier nivel de diferenciación.

La mariposa *Colias eurytheme* de Norteamérica tiene, entre las hembras, un morfo naranja normal y un morfo blanco. Las observaciones de Hovanitz (1948b, 1953) sugieren que el morfo naranja tolera mejor el calor y el morfo blanco el frío. Así lo indica la distribución geográfica, así como las fluctuaciones de frecuencia. En el norte de California, el 74 por ciento de las mariposas pertenece al morfo blanco; en el sur de California, el 13 por ciento. En el lago Mono de California, cada dos años la frecuencia del morfo blanco desciende desde un 60 por ciento al comienzo de la estación (mayo-junio) al 15-30 por ciento en agosto, y luego sube la frecuencia hasta llegar al nivel de primavera en setiembre y octubre. Esto indica que el morfo blanco difiere en su supervivencia, en las diferentes estaciones y lugares. Para detalles sobre la genética de las mariposas véase Ford (1946-1953), Remington (1954, 1958) y Sheppard (1961).

En dos especies de caracoles europeos con bandas, *Cepaea nemoralis* y *C. hortensis*, Sedlmair (1956) y Lamotte (1959) encontraron diferencias de unos morfos a otros en la preferencia y tolerancia de temperaturas.

TABLA VII-2. *Efectos pleiótropos de los genes* a^+, a^k *y* a *en* Ephestia kuehniella (según Caspari, 1949)

Característica	$a^+ a^+$	$a^k a^k$	aa
Caracteres de pigmentación			
Ojos	Negro	Pardo	Rojo
Cerebro	Pardo		Rosado claro
Testículos	Pigmentados	Poco pigmentados — incoloros	Incoloros
Ocelos de las larvas	Fuerte pigmentación	Pigmentación intermedia	Débil pigmentación
Hipodermis de las larvas	Pigmentada	Incolora	Incolora
Proteínas	Rosadas	—	Blancas
Constitución química			
Quinurenina	Existe	¿Reducida?	Muy reducida o falta
Triptófano proteico	Normal	?	Aumentado
Sustancias solubles en éter	Normales	?	Reducidas
Características biológicas generales			
Viabilidad	Normal	Reducida	Reducida
Velocidad de desarrollo	Normal	Muy reducida	Reducida
Consumo de O_2	Normal	?	¿Reducida?

Existe, sin embargo, una interacción entre el gene para polimorfismo y el genotipo residual, de modo que fenotipos idénticos procedentes de diferentes colonias no siempre muestran idénticas relaciones fisiológicas. En conjunto, los caracoles amarillos y sin bandas están mejor adaptados a condiciones de sequedad y calor, y los caracoles rojos con bandas a los ambientes fríos y húmedos (véase también Capítulo IX).

Tales efectos fisiológicos se han encontrado no sólo en morfos visibles, sino también en diferencias genotípicas crípticas. Dobzhansky (1947c, 1951) y colaboradores han analizado los múltiples modos por los que diferentes ordenaciones de genes en *Drosophila* difieren en la velocidad de supervivencia en distintas condiciones de temperatura, humedad, tipo de alimento, densidad de población, etc.

Los genes humanos de los grupos de sangre se consideraban antes un

caso ejemplar de "genes neutros", es decir, de genes sin significación selectiva. Este supuesto se ha desechado ya totalmente, de acuerdo con la pretensión de E. B. Ford (1945 y antes) de que el tipo de polimorfismo manifestado por los grupos de sangre humana indica un equilibrio selectivo. La primera prueba inequívoca de una correlación entre constitución de grupos sanguíneos y susceptibilidad a una enfermedad fue suministrada por Aird y col. (1953) que mostraron que la frecuencia del grupo A en los enfermos con carcinoma de estómago es aproximadamente un 10 por ciento superior a la del resto de la población. Desde entonces han ido sumándose rápidamente pruebas de los efectos de viabilidad de los genes de grupo sanguíneo (Fraser Roberts, 1957). En la úlcera de duodeno, existe un exceso de *O* (casi un 17 por ciento), análogamente en la úlcera gástrica (aproximadamente un 10 por ciento), en tanto que existe un exceso de *A* en la anemia perniciosa (aproximadamente un 13 por ciento) y en la diabetes (un 8 por ciento). Otras enfermedades para las que parece que hay pruebas de una interacción con los grupos sanguíneos son el adenoma de hipófisis (más frecuente en el grupo *O*), fracturas de cadera (más frecuentes en el *A*) la bronconeumonía mortal infantil (más frecuente en el *A*), y cirrosis portal (más frecuente en el A). La frecuencia de hijos en ciertos genotipos se desvía de lo esperado en madres de ciertas constituciones genéticas (Levine, 1958). Aunque existen algunos datos contradictorios, lo que indica interacción con fondos genéticos locales, los efectos pleiótropos de los genes de grupos sanguíneos no puede ya ponerse en duda.

La comprensión de la acción de un gene pleiótropo es crucial para el problema, antes enigmático, del polimorfismo neutro. Por ese término se designaban los casos de polimorfismo, como el tipo de bandas en los caracoles o de manchas en los coleópteros coccinélidos, en los que no existe diferencia selectiva aparente entre los fenotipos visibles alternativos. Se pretendía que tal polimorfismo neutro se mantenía "accidentalmente". Ahora que se han descubierto los efectos fisiológicos crípticos de los genes "neutros", resulta evidente que tales genes son cualquier cosa menos selectivamente neutros. Es sumamente improbable que dos genes puedan tener valores selectivos idénticos en todas las condiciones en que pueden coexistir en una población. La intensa variación geográfica de la mayoría de los casos de polimorfismo (Capítulo XI), con frecuencia muy paralelo a los gradientes de clima, constituye una prueba más de la existencia de efectos fisiológicos correlacionados de genes polimorfos. La explicación del polimorfismo equilibrado (Capítulo IX) se basa probablemente en diferencias fisiológicas crípticas de fenotipos. No existen casos de polimorfismo neutro, como sostiene de antiguo Ford (1945).

La acción pleiótropa de los genes es la clave de la solución de muchos otros fenómenos enigmáticos. La supervivencia de un gene en un acervo de genes depende de su contribución total a la "adaptación" y no de la

contribución a la adaptación de su fenotipo visible. El color, el dibujo, o algún detalle estructural pueden ser simplemente un subproducto incidental de un gene mantenido en el acervo de genes, por otras propiedades fisiológicas. El curioso éxito evolutivo de caracteres al parecer insignificantes aparece ahora con nueva luz.

Algunos enigmas que restan. Recientes estudios de genética de poblaciones han demostrado la existencia universal y la extraordinaria frecuencia de polimorfismo genético en poblaciones animales. Se encuentran nuevos casos siempre que se aplica un nuevo enfoque o técnica, como el estudio de los grupos sanguíneos, de los genes metabólicos (Allison, 1959), de las ordenaciones de genes en los cromosomas de la glándulas salivales, y otras variaciones cromosómicas, de genes letales y subletales, o de isoaleles, para mencionar sólo unos cuantos. Si consideramos los caracteres fisiológicos como parte del fenotipo, es legítimo aseverar que, al parecer, todas las especies son polimorfas y que cada especie lo es simultáneamente en varios loci. La razón por la que se produce el polimorfismo genético suele pasarse por alto y, en su mayor parte, es críptica. Uno podría preguntarse por qué sólo una pequeña fracción de la variación genética total de una población se expresa en el fenotipo visible.

La existencia del polimorfismo fenotípico se explica fácilmente cuando la variabilidad del fenotipo mismo se selecciona, como en el polimorfismo mimético de las mariposas y de la mosca sírfida *Volucella*, o en el polimorfismo de componente adaptado al sustrato de *Cepaea nemoralis*. Sin embargo, no hay ninguna explicación hasta ahora para el polimorfismo de las pautas de los élitros en los escarabajos coccinélidos ni para la infinita variedad de pautas de manchas en los peces *Lebistes* y *Xiphophorus*. ¿Por qué se da esta penetrancia en el fenotipo visible en algunas especies cuando el polimorfismo críptico es igualmente real en la mayoría de las especies?

Es igualmente difícil explicar la discontinuidad fenotípica en casos de polimorfismo. Tal polimorfismo se produjo, según Huxley (1955b), para permitir a las especies ajustarse a la variabilidad del ambiente: "todos sus componentes principales (temperatura, humedad, disponibilidad de alimento, abundancia de enemigos, guaridas, y muchos otros factores) varían tanto en el espacio... como en el tiempo". Sin embargo, la mayoría de esta variación del ambiente es continua. ¿Cuál es el objeto o ventaja de ajustarse a él por el desarrollo de un polimorfismo discontinuo del fenotipo que en sí mismo carece de valor selectivo? Con tanta variación continua, ¿cuál es el significado de las discontinuidades entre pautas de manchas sobre los élitros de las mariquitas o de las alas de las langostas? Hasta ahora no encontramos respuesta satisfactoria para estas preguntas.

La demostración de las diferencias selectivas de los diversos morfos en una población polimorfa plantea todavía otra cuestión: ¿por qué la se-

lección no transforma inexorablemente todo polimorfismo en monomorfismo? En vista de que, como mostró Fischer (1930), incluso diferencias muy ligeras de viabilidad conducen eventualmente a la eliminación virtual de una población de genes "inferiores" por otra de genes "mejores", cabría esperar que el polimorfismo fuera raro y una condición pasajera. Como así no es, es evidente que deben existir mecanismos que mantengan un equilibrio de los diversos genes que compiten dentro de la población. Estos mecanismos se considerarán en el Capítulo IX, junto con el amplio problema general del mantenimiento de la variabilidad genética en poblaciones. En este contexto se considerarán algunos aspectos más del polimorfismo.

La variabilidad genética de las poblaciones salvajes

La relativa uniformidad fenotípica de los individuos de la mayoría de las especies hizo pensar a los primeros mendelianos que todos los individuos eran "tipos salvajes homocigotes" excepto unos contados individuos aberrantes visibles, los "mutantes". Hoy se ha comprobado que esta descripción tipológica de las poblaciones naturales es completamente errónea. Todas las poblaciones son variables y parte de esta variación, como hemos visto en el apartado anterior, es visible y se traduce en polimorfismo o en variación continua controlada poligénicamente. Una parte aún mayor de la variación genética en las poblaciones está oculta, debido a diversos dispositivos genéticos y de desarrollo, y no se descubre hasta que no se practica un cruzamiento seguido dentro de una misma estirpe u otros procedimientos experimentales. Spencer (1947a) y Dobzhansky (1951, Capítulo 3) ha dado revisiones esclarecedoras de esta variación oculta. Por ejemplo, Spencer (1947a,b) encontró que en dos poblaciones de *Drosophila immigrans*, de la que tomó muestras en dos años diferentes, 110 moscas portaban 47 mutantes visibles en 1944 y 51 en 1946, de los cuales 33 (1944) o 24 (1946) se encontraban en tres loci. Análogas frecuencias se encontraron en *D. hydei* y en otras especies. Bösiger (1953) en dos poblaciones salvajes de *D. melanogaster* en Europa occidental, encontró 274 mutantes visibles en la descendencia de 128 hembras y 628 en la descendencia de 316 hembras, respectivamente. Algunos investigadores se han concentrado en el estudio de letales y otros factores genéticos que afectan la viabilidad y han observado que se producen en las poblaciones salvajes con frecuencias sorprendentemente altas (Dobzhansky, 1951, 1959a). Toda esta variabilidad genética hubiera pasado inadvertida, de no haberse revelado por cruzamiento dentro de una estirpe o por técnicas especiales. Con pruebas adecuadas puede mostrarse que, de hecho, ningún par de individuos de una misma especie sexual son nunca genéticamente idénticos. Así, sin duda,

se sabe de antiguo de la especie humana y la ampliación de conocimiento a todas las especies no debe constituir una sorpresa. La incapacidad de que prendan injertos de tejidos entre individuos de una misma especie de mamíferos se ha considerado de antiguo como indicación de la cantidad de diferencia genética entre individuos (Haldane, 1954a:111; Medawar, 1957).

No disponemos de información precisa sobre la cantidad de diferencia genética entre individuos del mismo demo. La estimación de que puedan diferir en un 1 por ciento de los loci mutables no es, probablemente, exagerada, si se considera, por ejemplo, en cuantos rasgos pueden diferir dos individuos humanos. Sin embargo, sólo esto supondría una diferencia media en más de 100 genes. Si se pudieran contar todos los alelos e isoalelos que coexisten en una sola población, podría llegarse a una cifra astronómica. Pero incluso con supuestos más modestos, hemos de admitir la presencia de una enorme variabilidad genética en cada población natural. Esto plantea una serie de cuestiones: ¿De dónde procede la variación? ¿Está mantenida por la selección natural o se produce a pesar de ella? ¿Cuál es su función? ¿Cómo esta variación puede conciliarse con la necesidad que las poblaciones tienen de adaptarse? Las respuestas a estas cuestiones son de máxima importancia para la comprensión de la evolución. El resto de este capítulo y los Capítulos VIII y IX se dedicarán a discutirlas.

Origen y mantenimiento de la variación intrapoblacional

Toda población local está adaptada, mediante selección natural, al medio específico en que vive. A veces se deduce de este hecho que un determinado genotipo tendrá un valor de supervivencia óptimo en una localidad dada y que, por ello, la selección natural habría de hacer que toda población local se volviera genéticamente uniforme para este fenotipo. Esta consideración, a primera vista lógica, está en contradicción con la variación observada de poblaciones, así como con la evidente "necesidad" de poblaciones para la variabilidad genética que sirva de material para una respuesta evolutiva a condiciones cambiantes. Esta contradicción preocupó mucho a Darwin y a los primeros darwinistas. Como ellos consideraban que la herencia era fusionada, habían supuesto que, por la fusión, la mitad de la variabilidad total habría de perderse en cada generación (Chetverikov, 1926; Fisher, 1930). A la vez, la disponibilidad de una provisión inagotable de variación genética era uno de los pilares básicos de la teoría darwinista de la evolución. Estos dos supuestos estaban en completa oposición mutua. Parecía que sólo había una solución para este acertijo, una velocidad verdaderamente colosal de mutación. Además,

para que se mantuviera la adaptación en todo momento a pesar de este alud de mutaciones, los cambios genéticos habrían de ser apropiados. Esto, a su vez, sólo parecía posible si los cambios genéticos se indujeran como respuesta apropiada a un lote particular de exigencias ambientales, es decir, si fueran adaptativos. Las consideraciones darwinistas de la selección natural sobre la base de sus premisas genéticas conduce, pues, "lógicamente" a una interpretación lamarckiana de la inducción de cambios genéticos. No es, pues, sorprendente que Darwin mismo terminara convirtiéndose al lamarckismo (*Origen de las especies*, sexta edición inglesa) y que algunos de los investigadores mejor informados sobre la evolución a fines de siglo, fueran lamarckianos.

Una de las principales conquistas de la genética ha sido mostrar que varias de las premisas principales de esta cadena "lógica" de argumentos es errónea (Weismann había ya descubierto otras). Sin duda, es cierto que, en último término, todas las variaciones genéticas se deben a mutación (¡por definición!), pero no es cierto que un genotipo uniforme sea el pináculo máximo de la adaptación posible. Más bien, una cantidad específica y muy definida de variación genética puede, de hecho, exaltar la adaptación y adaptabilidad de una población.

Las ventajas del incremento de variación genética son evidentes: cuanto mayor sea el número de tipos genéticos dentro de una población, mayor es la probabilidad de que la población incluya genotipos que puedan sobrevivir a cambios estacionales y a otros cambios temporales, en particular los de naturaleza brusca. Si hay genotipos muy resistentes a la sequía en una población que normalmente vive en medio húmedo, la población tendrá probabilidad de sobrevivir a un período anormal de sequía en que

TABLA VII-3. *Factores que influyen sobre la cantidad de variación genética en una población*

A. Fuentes de variación genética (capítulo VII).
   1. Integridad de factores genéticos.
      a) Herencia particulada (Hardy-Weinberg).
   2. Aparición de nuevos factores genéticos.
      a) Mutación.
      b) Flujo de genes procedentes de otras poblaciones.
   3. Existencia de nuevos genotipos por recombinación.
B. Factores que desgastan la variación (capítulo VIII).
   1. Selección natural.
   2. Azar y accidente.
C. Protección de la variación genética contra la eliminación por selección (véase tabla IX-4).
   1. Dispositivos citofisiológicos.
   2. Factores ecológicos.

perecerán los genotipos que necesitan humedad. La variabilidad genética permitirá también una mayor utilización del medio, porque permitirá colonizar habitats marginales y varios subnichos. Contrarrestará una excesiva especialización y dará elasticidad.

Sin embargo, una variabilidad genética excesiva inevitablemente se traducirá en que se malgasten muchos genotipos localmente inferiores. Los híbridos inviables y letales equilibrados sirven de ilustración a este punto, la variabilidad genética extremada es tan indeseable como una uniformidad genética extrema. ¿Cómo evita la población ambos extremos? Con frecuencia, en el marco de la evolución, la solución es un equilibrio dinámico entre dos fuerzas. Como la adaptación está mantenida por selección natural, la cuestión más importante es: ¿cómo puede una población mantener una provisión adecuada de variabilidad genética en vista de los saqueos incesantes de la selección natural? Esta cuestión sólo puede contestarse después de haber analizado cuidadosamente todos los factores que influyen sobre la cantidad de variación genética de una población.

Una mirada a la Tabla VII-3 muestra que se pueden agrupar estos factores esencialmente en tres clases. La primera clase (A) consta de los mecanismos que producen directamente nueva variación (mutación) o indirectamente (recombinación, flujo de genes) y que hacen posible mantener la integridad de estos factores, de generación en generación (herencia particulada). La segunda clase (B) consta de las fuerzas que tienden a disminuir la cantidad de variación genética por selección natural o por eliminación fortuita (Capítulo VIII). La tercera clase (C) consta de los numerosos fenómenos y dispositivos que protegen la variación genética contra los efectos de la selección natural en contra de la variabilidad y de la eliminación de la variabilidad por el azar (Capítulo IX). La importancia relativa de estos factores y del juego mutuo merece una discusión detallada (véase también Wright, 1949a; Haldane, 1954a).

FUENTES DE VARIACIÓN GENÉTICA

Integridad de los factores genéticos

Herencia particulada. La idea ingenua de la herencia supone que las potencias genéticas del padre y de la madre se fusionan en la reproducción y aparecen en la descendencia como una nueva mezcla de los caracteres materno y paterno de modo análogo a como se mezclan dos líquidos coloreados. De hecho, todas las teorías genéticas del siglo XIX, con la excepción espectacular de la ideada por Mendel, se basaban en este concepto. Lo curioso, es que así es, incluso en las teorías genéticas que postulaban partículas como portadores de la herencia. La gran aportación de Mendel fue comprobar en sus experimentos que los factores genéticos del padre y de la madre, cuando se combinan en el cigote, no pierden su

identidad, sino que vuelven a separarse en la siguiente generación. Toda la historia de la teoría mendeliana de la herencia particulada se narra muy bien en varios manuales de genética (por ejemplo, Srb y Owen, 1952; Sinnott, Dunn y Dobzhansky, 1958; Dobzhansky, 1955a) y no la repetiremos aquí.

El material hereditario permanece inalterado de generación en generación, de no cambiarse por mutación. Una *Drosophila melanogaster* de ojo blanco puede recruzarse durante cientos de generaciones con moscas heterocigotes de ojo rojo, sin que el blanco se haga rosado ni el rojo se diluya por el blanco. Este hecho, ahora aceptado en genética, es axiomático y tiene las más profundas consecuencias evolutivas. La herencia particulada asegura que la variabilidad de una población (grande) permanece la misma de generación en generación, en condiciones de apareamiento al azar, si los genes tienen un mismo valor selectivo, en enorme contraste con la teoría de la herencia fusionada.

La ley básica de la herencia particulada puede expresarse en términos matemáticos sencillos. Comencemos con el caso hipotético de dos alelos A y a del mismo valor selectivo, que se den juntos en una población. Si la frecuencia del gene A es q, entonces la de a es $1\text{-}q$, si A y a son los dos únicos alelos de este locus. Si suponemos apareamientos al azar, entonces los gametos masculinos $qA + (1\text{-}q)a$ fecundan huevos $qA + (1\text{-}q)a$, produciendo descendientes (cigotes)

$$[qA + (1\text{-}q)a] \times [qA + (1\text{-}q)a] = q^2AA + 2q(1\text{-}q)Aa + (1\text{-}q)^2aa \qquad (1)$$

según la conocida ley bionómica. La fórmula (1) da la frecuencia total de cigotes (genotipos) de la población. En los textos de genética mencionados, puede calcularse la frecuencia de los genes a partir de la frecuencia observada de los genotipos.

En una especie polimorfa en la que coexistan más de dos alelos o interactúen varios genes, el cálculo es algo más complejo. Estos cálculos se han hecho, por ejemplo, por Bocquet, Lévi y Teissier (1951) para una población sumamente variable del isópodo *Sphaeroma serratum* y por Gordon y Gordon (1957) para *Xiphophorus maculatus*; véase también Li (1955a) y Stern (1960).

La ley expresada en la forma (1) se denomina ley de Hardy-Weinberg, que expone en términos matemáticos el hecho de que, debido a la herencia particulada, *la frecuencia de genes en una población se mantiene constante en ausencia de selección, de apareamiento no fortuito y de accidentes de demuestre.*

La herencia particulada explica, pues, cómo los factores genéticos pueden mantenerse indefinidamente en una población. Cuál sea la fuente original de estas variantes genéticas es la cuestión inmediata que hay que contestar.

Aparición de nuevos factores genéticos

Mutación. Evolución significa cambio. Más precisamente, significa la sustitución de unos factores genéticos por otros. Cuál sea, en último término, la fuente de novedades genéticas fue el gran problema sin resolver de la teoría de la evolución de Darwin. Ha sido habitual en la genética considerar el origen de un nuevo factor genético como una mutación, lo que, con la conveniente vaguedad, puede definirse como "un cambio discontinuo con un efecto genético" (Mayr, 1942).

El término "mutación" ha tenido una historia tortuosa que no se ha expuesto aún adecuadamente. En el siglo XVII el término se usó repetidamente para todo cambio brusco de forma, sea en insectos (Hartlib, 1655, *fide* Zirkle, *in litt.*) o en paleontología. Robert Hooke, cuando consideró el empleo de fósiles para el establecimiento de la cronología geológica escribió (hacia 1675): "y también tenemos que tener en cuenta que es muy difícil, si no imposible, leerlos (se refiere a los 'caracteres' presentados por fósiles) y establecer una cronología apoyándose en ellos, y aseverar los intervalos en que se han verificado tales catástrofes y mutaciones".

Los dos usos se han mantenido paralelamente durante los siguientes 200 años con Spring (1838) y otros que consideraban la mutación como un cambio a partir del "tipo", en un sentido más o menos genético. En paleontología, el término se propuso de un modo más formal por Waagen (1869) para denotar cambios bruscos en los linajes filogénicos. Aunque el uso de Waagen se hizo muy general en paleontología durante el último tercio del siglo XIX, fue ignorado por De Vries (1901) cuando adoptó el término "mutación" para designar los cambios genéticos bruscos. En este significado genético, el término ha llegado a ser tan importante y de tal aplicación universal en biología, que ha sido abandonado virtualmente por los paleontólogos. Sin embargo, también dentro de la genética, el término "mutación" ha cambiado de significado varias veces. Las mutaciones en *Oenothera*, en que basó su término De Vries, eran una mezcolanza heterogénea de toda suerte de desviaciones bruscas del "tipo". La mayoría eran segregaciones de un complejo heterocigótico equilibrado; otras eran casos de poliploidia. Sólo unas cuantas eran cambios génicos que implicaban un locus singular. Nada podría resultar más confuso que la aplicación hecha por De Vries del término "mutación" a todo tipo de diversos fenómenos que sólo poseen un carácter en común, una modificación brusca del genotipo. La violenta objeción de un gran sector de biólogos contemporáneos a las mutaciones de De Vries y a las especulaciones de largo alcance que basaba en ellas no puede extrañar. De Vries sacó la conclusión de que una sola mutación podría crear una nueva especie, en tanto que los naturalistas de más experiencia estaban convencidos de que las nuevas especies surgen de poblaciones aisladas por la acumulación gradual de peque-

ñas diferencias (Jordan, 1905). Como resultado de las pretensiones exageradas de De Vries, se produjo un cisma casi absoluto en biología durante el período de 1900 a 1930 entre mutacionistas y naturalistas. "La teoría de la mutación fue con frecuencia considerada (por los mendelianos) como un sustituto moderno de la hipótesis pasada de moda de Darwin" (Stebbins, 1950).

A su debido tiempo se comprobó que las espectaculares mutaciones de De Vries eran fenómenos excepcionales y que los cambios genéticos normales son "pequeñas" mutaciones (Baur, East, Johansen, Morgan) que tienen el mismo modo de herencia cromosómica y segregación mendeliana que las mutaciones de De Vries, pero que sólo ejercen efectos ligeros o incluso invisibles sobre el fenotipo. El término "mutación", en consecuencia, volvió a definirse para incluir los cambios genéticos ligeros, con el resultado de que el argumento de los naturalistas ("la evolución se debe a pequeñas variaciones y no a saltos espectaculares") dejó de estar en contradicción con los descubrimientos de los genéticos. El completo desplazamiento del significado de la palabra "mutación" desde De Vries, ha escapado desgraciadamente a la atención de algunos de los antiguos zoólogos, que siguen atacando el papel evolutivo de las mutaciones con argumentos que carecen de validez, cuando se aplican a mutaciones pequeñas y crípticas.

La interpretación fisiológica de la naturaleza de las mutaciones está todavía sujeta a controversia. Habitualmente (por ejemplo, Dobzhansky, 1951:28) las mutaciones se clasifican en mutaciones de genes, "probablemente causadas por alteraciones químicas de genes individuales", y mutaciones cromosómicas, "cambio de un tipo estructural de más tamaño, que implica la destrucción, multiplicación o reordenación espacial de los genes en el cromosoma". Como no existen diferencias apreciables entre los efectos fenotípicos de estas dos clases de mutación, las mutaciones de genes se han caracterizado también "como lo que resta después de haber eliminado todas las letras de cambios hereditarios para las que se ha descubierto una base mecánica". Esta definición sumamente insatisfactoria, de mutación del gene se debe, en gran parte, al problema, todavía más difícil, de definir el gene. Afortunadamente, en este esfuerzo se han realizado grandes progresos en los últimos años.

La naturaleza del gene. Definir el gene como unidad de herencia, ya no es suficiente. Se han hecho tentativas para reemplazar esta definición por una más precisa o por una definición operativa que no despierte oposición ni incite controversia. Hasta recientemente, el modo de abordar el gene era muy indirecto, por lo que tendía a ser muy especulativo. La mayoría de los autores antiguos consideraban el gene como un corpúsculo en un cromosoma, con tres características: una función definida, capacidad de mutarse, y ser la unidad más pequeña de recombinación. Durante los

últimos decenios se han acumulado cada vez más datos que indican que estas tres características definidoras del gene no coinciden necesariamente (Pontecorvo, 1958).

Los nuevos conceptos del locus de gene complejo, tales como son los efectos *cis-trans*, y la diferencia entre las unidades de mutación, de recombinación y de función fisiológica, se elaboraron inicialmente en *Drosophila* y en el maíz (Stephens y col., 1955). Fueron apoyados y elaborados con mucho más detalle con ayuda de microorganismos (bacterias, fagos) en los que la capacidad resolutiva del análisis genético es mucho mayor que en los organismos superiores. Esto no sólo permite el registro de acontecimientos muy raros (de mutación así como de recombinación), sino una cuantificación mucho más precisa. Por otra parte, es posible que los procesos de recombinación en los organismos superiores (con cromosomas estructurados y meiosis) sea algo distinto que en las bacterias y fagos.

A pesar de estas duras dificultades, es posible esbozar lo esencial de nuestro conocimiento actual. Afortunadamente, la mayoría de las cuestiones en debate tienen tal naturaleza que, desde el punto de vista de la biología evolucionista, carece de alcance cuál de las alternativas propuestas resulte correcta. La selección natural, después de todo, se ocupa de los fenotipos, en tanto que la mutación y la recombinación meramente colman la reserva de variación genética.

Debemos a Avery, MacLeod y McCarty (1944) el descubrimiento fundamental de que el ácido nucleico más que la proteína (como se creía en un principio) es el material genético. Una espiral de cordón doble de ácido desoxirribonucleico (ADN) es, en la mayoría de los organismos (incluyendo todos los animales), el portador de la información genética (Watson y Crick, 1953). Una secuencia definida de dos tipos de pares de nucleótidos (adenina-timina, guanina-citosina) permite la formación de un código lineal, por ejemplo, AT, GC, CG, TA, TA, CG, AT y así sucesivamente. Se cree que una secuencia dada puede determinar la formación de una enzima dada. Una enzima, por ser una proteína, está compuesta de aminoácidos, y parece posible que los lugares individuales dentro de un gene funcional afecten la síntesis o "acoplamiento" (en una cadena de polipéptidos) de diferentes aminoácidos (Ingram, 1956). También sugieren lo anterior descubrimientos como los de P. E. Hartman (1956) sobre los loci de genes que afectan la síntesis de histidina en la bacteria *Salmonella typhimurium*. Un cambio en uno cualquiera de los 35 lugares conocidos de *su* locus *C* afectará la producción de la enzima transaminasa del imidazol-acetol-éster fosfórico, en tanto que un cambio en cualquiera de los 25 lugares conocidos de *su* locus *B*, que es adyacente a *C*, afectará la producción de otra enzima, la deshidrasa del imidazol-glicerol-éster fosfórico. La mayoría de los "loci" en los organismos superiores parecen ser agregados más complejos. Varios aleles en el locus *T*, en el ratón, afectan dife-

rentes sistemas de desarrollo (mesodermo, tubo neural) y difieren acusadamente en sus efectos pleiótropos. A pesar de las diferencias ha sido imposible obtener entrecruzamiento entre estos aleles (Bennett y col., 1959). Lo mismo puede decirse de muchos loci de *Drosophila*.

Resulta ahora evidente por qué ha sido tan difícil, si no imposible, definir el gene. Un cambio en un solo par de nucleótidos causa ya una mutación y, sin embargo, muchos lugares juntos constituyen una sola unidad funcional y puede reflejarse en el fenotipo como carácter unidad. Y tanto más cuanto que concierne a la unidad de recombinación donde parece que, al menos en los microorganismos, puede demostrarse entrecruzamiento entre aleles, siempre que se utilicen técnicas suficientemente sensibles. La situación en los organismos superiores puede, sin embargo, ser diferente.

Los nuevos conocimientos sobre la naturaleza química del material genético permiten considerar con más sentido la mutación de un gene. La mutación de un gene puede considerarse un error de material genético previo a la duplicación cromosómica. Tal error puede afectar a una gran parte de la molécula de ácido desoxirribonucleico o puede limitarse a un solo par de nucleótidos. No todas las mutaciones de los genes son errores de duplicación. Algunas son omisiones de la duplicación, que se traducen en pequeños defectos de los cromosomas. No se ha determinado, sin embargo, la frecuencia relativa de los dos tipos de error. Pero probablemente, los defectos son muy inferiores a una por cada diez mutaciones de los organismos normales. Además, hay otras mutaciones que parecen ser alteraciones de genes entre fases de la duplicación (Muller, Carlson y Schalet, 1961; Ryan, 1956).

Nuestra revisión ha ignorado deliberadamente hasta ahora la presencia de material genético ("plasmagenes") en el citoplasma. Lo poco que se sabe de este material no sugiere que desempeñe un papel evolutivo principal, por importante que sea, para la fisiología del organismo. Como los genes de los cromosomas, los plasmagenes parecen constar de moléculas de ácido nucleico (incluyendo posiblemente ácido ribonucleico, ARN). El citoplasma es la escena de la mayoría de la actividad química de la célula y el ácido desoxirribonucleico del núcleo interactúa activamente, por mediación del ácido ribonucleico, con la proteína de la célula. Los biólogos, que admiten que la mayoría de las interacciones biológicas son equilibrios recíprocos o dinámicos, se han preguntado desde hace tiempo (por ejemplo, Mayr, 1942:68) si la actividad de los loci de genes no podrían ejercer un efecto sobre su propia mutabilidad. Hay algunas pruebas indirectas y sutiles (Moser, 1958; Jacob y Monod, 1961b) que sugieren tal posibilidad. Sin embargo, en los organismos superiores, existe una ruta metabólica tan larga desde el gene al órgano terminal del fenotipo expuesto

al medio, que parece *a priori* poco probable que el fenotipo pudiera modificar con sentido al genotipo.

En resumen, es ahora evidente que el concepto clásico del gene, considerado como entidad que sirve simultáneamente como unidad de mutación, como unidad de recombinación, y como unidad de función, no es correcto. La unidad de función, el cistrón (Benzer, 1957) es la entidad más grande. Un cistrón sencillo puede contener varias, si no muchas, unidades de recombinación. La unidad de mutación es de tamaño muy variable; puede ser una sección entera de un cromosoma o un solo par de nucleótidos. Pontecorvo (1958) ha hecho una revisión brillante del problema del gene y me remito a Demerec y Hartman (1959), Glass (1957a) y al 1958 Cold Spring Harbor Symposium, *Recombination*, para más detalles.

Es curioso que la mejor comprensión de la naturaleza del gene y de la mutación no haya contribuido a la comprensión de los fenómenos evolutivos. En la mayoría de los problemas de biología evolucionista, particularmente en los organismos superiores, es correcto seguir usando la terminología clásica de genes (loci) y aleles.

Mutabilidad. La capacidad del material genético de cambiar, su *mutabilidad*, difiere de un locus (lugar) a otro y algunos loci parecen extraordinariamente estables. No se sabe si tal estabilidad es una característica inherente de ciertos loci, o si la mutabilidad es un resultado de la situación de un gene en el cromosoma o si es lo uno y lo otro. Parece, sin embargo, que los loci que tienden a ser más mutables, son los situados cerca de la "heterocromatina", misterioso componente del cromosoma, que difiere del resto del cromosoma (eucromatina) en sus propiedades de coloración y en ser, en gran parte, genéticamente inerte. La prueba clara (Demerec, 1954; Stadler, 1954) de que diferentes aleles pueden diferir notoriamente de uno a otro en la mutabilidad, indica que la mutabilidad posee un componente intrínseco importante. Por otra parte, se conocen muchos casos de genes de mutabilidad, tal vez mejor dicho, de factores de mutabilidad, que exaltan la velocidad de mutación en otros loci. Para estudiar tales factores reguladores de la mutabilidad, véase Ives (1950), Dobzhansky (1951), McClintock (1950) y el 1951 Cold Spring Harbor Symposium, *Genes and Mutations*.

Es extraordinaria la dificultad de llegar a tasaciones fundadas de la frecuencia de mutaciones. No sólo hay diferencias entre los loci y entre los aleles, sino también entre los organismos. Hay pruebas (Russell, 1951) de que la velocidad de mutación inducida en el ratón *(Mus musculus)*, es casi 10 veces mayor que en *Drosophila melanogaster*. La velocidad de mutación espontánea en *Drosophila* puede ser de 100 a 1 000 veces mayor que en la bacteria *Escherichia coli*. Puede calcularse que, en los vertebrados superiores, la velocidad media por individuo y por generación está

entre 1 por 50 000 y 1 por 200 000 por locus, aunque se han defendido también evaluaciones superiores o inferiores. Hay numerosas razones para la inseguridad de estas evaluaciones. ¿Cómo pueden tasarse los loci mutables y los muy estables? ¿Cómo puede evaluarse la frecuencia de mutación en isoaleles que no son ni perjudiciales ni fenotípicamente visibles? ¿Y cómo distinguir entre las segregaciones de recesivos ocultos, que permiten calcular las velocidades de mutación, y los heterocigotes heteróticos que no lo permiten?

Incluso si tomamos las evaluaciones más bajas, hemos de llegar a la conclusión de que una especie que conste de varios millones de individuos, ha de tener un par de mutaciones por locus en cada generación, excepto en los loci más inertes. Esta conclusión difiere radicalmente de la opinión de los primeros autores que consideraban la mutación como un fenómeno espectacular, pero bastante raro. Hay que admitir que las mutaciones que producen cambios bruscos en el fenotipo son raras y toda tendencia a producir tales mutaciones, sin duda se seleccionará en contra y muy intensamente. Las mutaciones que se verifican en los millares de loci mutables suelen tener efectos muy ligeros y pueden descubrirse solamente por métodos especiales. East (1935) encontró una variabilidad constantemente creciente, generación tras generación, en la descendencia de una planta diploide totalmente homocigote de *Nicotiana rustica.* Una estirpe isógena de *Drosophila melanogaster* "eyeless" (sin ojos), "gradualmente acumula una abundante provisión de modificadores del tamaño del ojo" (Spofford, 1956). Dobzhansky y Spassky (1947) demostraron la rápida acumulación de modificadores que exaltan la viabilidad en troncos con cromosomas inicialmente perjudiciales. He aquí unos cuantos ejemplos de la extensa literatura que demuestra la frecuencia de la mutación. Varía el número en que se tasan los loci de un organismo superior, como *Drosophila* o el hombre. Los cálculos basados en pruebas de entrecruzamiento sugieren un mínimo de 5 000 a 10 000 loci; los cálculos basados sobre la estructura química del ácido desoxirribonucleico sugieren la posibilidad de varios cientos de miles de lugares mutacionales. Teniendo esto en cuenta, con los datos sobre las velocidades de mutación, se llega a la conclusión de que todo individuo probablemente difiere de otro, por término medio, al menos por un lugar recientemente mutado. Incluso si esta evaluación fuera diez veces superior a lo real, sin embargo indica que la mutación facilita una enorme fuente de variación genética que continuamente se produce.

El efecto de la mutación. Una de las objeciones que frecuentemente se aducen contra la importancia evolutiva de las mutaciones, es la naturaleza virtualmente perjudicial de todas las mutaciones de efectos notorios sobre el fenotipo. Así es en lo esencial, en lo que se refiere a las mutaciones notorias, y hay dos razones para ello. La primera es que el número de cambios posibles en cada locus de gene es limitado, y por ello es probable que la mutación dé la máxima adaptación al correspondiente medio físico, biótico y genético en que ya se ha producido previamente y donde es ahora el alele prevaleciente. Una segunda razón es que una mutación tan drástica como para producir cortocircuitos en las retrorregulaciones ("feed-back") del desarrollo normal y que afecte grandemente el fenotipo visible, es probable que sea selectivamente desventajosa. Apenas puede ponerse en duda que las mutaciones más visibles son perjudiciales.

Por otra parte, distintos tipos de pruebas indican que muchas mutaciones son beneficiosas por diversas razones. Los criadores de plantas, por ejemplo, han establecido un número considerable de casos en que se producen mutaciones "útiles" incluso después de aplicar un tratamiento tan enérgico como exponer las semillas a rayos X. Gustafsson (1954) describió mutantes de este tipo, que aumentan el rendimiento de plantas cultivadas; pueden hacerlas más resistentes a los ataques de hongos, mejorar la calidad de sus tallos o fibras y alterar de otros modos sus propiedades. La mayoría de estos perfeccionamientos están correlacionados, sobre el respectivo fondo genético, con cualidades indeseables (trastornos en la pigmentación, esterilidad, etc.) que requieren una intensa hibridación y selección, antes de poder utilizar plenamente el perfeccionamiento. Las mutaciones nuevas que son beneficiosas, incluso en condición de heterocigote, son probablemente raras en la naturaleza y están restringidas a las que poseen efectos pequeños en el fenotipo o se producen después de un cambio en el ambiente. Probablemente más frecuente es la clase de mutaciones que son beneficiosas en condición de heterocigote. Wallace (1958) mostró que, irradiando por rayos X una estirpe de *Drosophila melanogaster*, la heterocigosidad creciente causada por las mutaciones recién inducidas se traduce en un aumento de la viabilidad media de los individuos, en lo demás homocigotes.

Siempre que se produce un cambio brusco en el medio, reciben un premio particularmente elevado las mutaciones que permiten ajustarse a las nuevas circunstancias. Esto es muy conocido en los microorganismos, vectores de enfermedades y plagas agrícolas. Siempre que se exponen bacterias a antibióticos, se producen estirpes resistentes que se establecen rápidamente por mutación. Tales estirpes resistentes se desarrollan con igual rapidez en los insectos (moscas, piojos, mosquitos, pulgones) siempre que estén expuestos a DDT y a otros insecticidas. Nadie puede negar que tales mutaciones sean "útiles" para los organismos en que se producen.

El valor selectivo de un gene, su "bondad", está determinado por una constelación compleja de factores de los medios externo e interno. Algunas mutaciones rompen procesos metabólicos importantes y son siempre perjudiciales. Otras son perjudiciales en ciertas condiciones, pero beneficiosas en otras. En *Drosophila*, por ejemplo, muchos genes son superiores

al alele normal a temperaturas altas, pero inferiores a temperaturas bajas. Un gene puede contribuir a la viabilidad sobre un fondo genético y tener características letales sobre otro fondo genético. Tales consideraciones (que se discutirán con más detalle en el Capítulo XX) explican por qué la mutación y sus efectos sobre la adaptación son tan impredecibles.

La mutación como fuerza evolutiva. Estamos ya en condiciones de considerar la importancia relativa de la mutación como fuerza evolutiva comparada con otros factores, como la recombinación, el aislamiento, la selección, etc. En los primeros días de la genética se creía que los rumbos evolutivos estaban dirigidos por mutación o, como recientemente expresa Dobzhansky (1959a), en un principio se opinaba que "la evolución se debe a mutantes felices ocasionales, que han resultado más útiles que perjudiciales. En cambio, los genetistas contemporáneos sostienen que la presión de mutación como tal, tiene poca trascendencia evolutiva inmediata en los organismos sexuales, en vista de la contribución relativamente mucho mayor que hacen la recombinación y el flujo de genes en la producción de nuevos genotipos y del abrumador papel de la selección y del epigenotipo predominante, en la determinación de la composición genética de poblaciones de generación en generación (véase también Capítulos VIII, IX y XVII).

Una segunda cuestión concierne a la contribución de nuevas mutaciones a la variación fenotípica observada en una población, en comparación con la liberación de variabilidad potencial "encerrada" en los cromosomas (véase Capítulo IX). De nuevo, la contribución de la mutación parece muy pequeña. Mather (1956) y colaboradores observan que sólo una milésima parte de la variación fenotípica en las cerditas abdominales y externopleurales de una población de *Drosophila melanogaster* se debe a nueva mutación.

Finalmente, ¿cuál es la importancia de la mutación en el mantenimiento de la variación genética de una población dada? Buzzati-Traverso (1954) señaló la utilidad que, en experimentos de selección, ofrece la radiación, para suplementar la variación genética disponible. Scossiroli (1954) consiguió elevar el número de cerditas externopleurales por selección, por encima de 40 en una línea irradiada, en tanto que la estirpe testigo no respondió a la selección y se mantuvo en 26-28. Sin embargo, es dudoso que estas consideraciones sobre la importancia de las mutaciones puedan extenderse a poblaciones naturales que poseen, mediante el flujo de genes, un incremento genético mucho mayor que el de las poblaciones de laboratorio. De hecho, el flujo de genes es la principal fuente de variación genética para las poblaciones naturales.

Son inadmisibles, pues, varias tasaciones exageradas de la importancia evolutiva inmediata de las mutaciones. Sin embargo, no hay que olvidar que la mutación es la última fuente de toda variación genética encontrada en

poblaciones naturales y el único material crudo de que dispone la selección para trabajar sobre él.

Carácter fortuito de las mutaciones. Para acusar el contraste con las ideas de Lamarck sobre la inducción de cambios evolutivos por el medio, los modernos evolucionistas, desde los mendelianos, han destacado el carácter "fortuito" de las mutaciones. Como este término, con frecuencia, se comprende mal, debe destacarse que simplemente significa, *a*) que el locus de la siguiente mutación no puede predecirse, y *b*) que no hay ninguna correlación conocida entre una serie determinada de condiciones ambientales y una mutación dada. Esto no pone en entredicho los hechos de que la probabilidad de la mutación es mucho mayor en algunos loci que en otros y que el número de mutaciones en un locus dado está gravemente limitado por los otros lugares mutacionales del cistrón y, de hecho, por el epigenotipo total. La unidad del genotipo establece límites bien definidos sobre el potencial para la variación (Capítulo X).

Flujo de genes. Todas las poblaciones estudiadas en el laboratorio de genética son poblaciones cerradas. No hay ninguna entrada de genes y la reproducción dentro de la estirpe es muy elevada. Siempre que se produce una novedad genética en tal población se debe a una nueva mutación. La población salvaje media es una población abierta y, por consiguiente, un sistema totalmente distinto. Entre los individuos que componen un demo, muchos son inmigrantes. Según la especie, hasta el 30-50 por ciento de los miembros de un demo pueden ser tales recién venidos en cada generación. Aunque los datos sobre esta inmigración se acumulan rápidamente en la literatura ecológica, se trata exclusivamente de medidas de dispersión (Capítulo XVIII). Podemos determinar en un demo el porcentaje de los individuos que acaban de llegar, pero no sabemos en qué grado estos individuos difieren genéticamente de la población nativa. Hay que suponer que los recién llegados proceden de poblaciones adyacentes y sólo difieren ligeramente en su contenido genético.

El problema realmente crucial para el evolucionista es el porcentaje de novedades genéticas en una población local aportado por nuevas mutaciones y el aportado por la inmigración. No disponemos de datos precisos, pero cabe sospechar que la inmigración contribuye al menos con el 90 por ciento, si no con más del 99 por ciento, de los "nuevos" genes de cada población local. Pruebas de varios tipos sostienen estas tasaciones elevadas de la magnitud del flujo de genes. Una es la uniformidad fenotípica de poblaciones contiguas, con frecuencia sobre zonas muy amplias. Tal uniformidad indica (Mayr, 1954a) que hay un premio elevado en favor de los genes estabilizadores, para contrarrestar el efecto perturbador de genes ajenos. Una segunda prueba nos la facilita la observación de que las curvas de dispersión suelen ser fuertemente sesgadas (Bateman, 1950). La dispersión no es un fenómeno puramente pasivo, como la dispersión de cenizas por

un volcán, sino un fenómeno en el que los individuos implicados participan activamente y en el que varias tendencias opuestas se equilibran recíprocamente (Capítulo XVIII). Evidentemente, es un tema muy difícil y los datos disponibles son escasos y ninguno muy seguro. Cook (1961) ha establecido modelos matemáticos que permiten hacer algunas de las primeras evaluaciones.

El efecto del flujo de genes puede también demostrarse en los casos en que sobrepasa los efectos de la selección local. Blair (1947) recogió ratones *Peromyscus maniculatus* rojizos en un sitio de suelo gris rosado, que distaba 6 km de los suelos rojos de la región de Tularosa. En todos los restantes sitios el color de los ratones concordaba esencialmente con los del sustrato. En el caso excepcional, los individuos rojizos de Tularosa, densamente poblada, al parecer, habían sumergido la población local adyacente de color gris rojizo. Otro caso implica las razas negras de mamíferos de las corrientes de lava. Razas negruzcas bien definidas sólo surgen en las corrientes de lava rocosa que estén completamente aisladas por regiones arenosas o, en todo caso, carentes de rocas (Dice y Blossom, 1937). En Valencia, New Mexico, malas tierras, donde el 0,1 a 0,6 de borde del flujo de la corriente de lava está en contacto con zonas rocosas del color del desierto, no hay ningún desarrollo de razas de lava bien definidas, aunque en cuatro de ocho especies las poblaciones de lava son por término medio más oscuras que las poblaciones del desierto (Hooper, 1941). Los taxonomistas encuentran pruebas claras del flujo de genes virtualmente en toda especie que varíe geográficamente. Por ejemplo, la paloma plumosa *(Lophophaps plumifera)* es invariablemente grisácea a lo largo del norte de Australia, desde Queensland, hasta el este del distrito de Kimberley. Sin embargo, en Kimberley, una serie de poblaciones *(mungi, proxima)* muestra el creciente efecto del flujo de genes procedente de la raza roja del oeste de Australia, *ferruginea* (Mayr, 1951b). Un intercambio de genes más o menos amplio se verifica siempre que se establece un contacto secundario entre dos poblaciones previamente aisladas (Capítulo XIII). Tal flujo de genes suele proceder de otras plantaciones de la misma especie. Ocasionalmente, en particular en plantas, este flujo se suplementa con introgresión, es decir, con intercambio de genes con diferentes especies (Capítulo VI).

El flujo de genes, como veremos con más detalle en el Capítulo X, tiene importancia por otra razón. Intrínsecamente, es un elemento perturbador y amenaza con contrarrestar la adaptación ecotípica local rompiendo complejos de genes bien integrados. En consecuencia, se seleccionarán los aleles capaces de producir fenotipos armoniosos con el número mayor de aleles distintos y, en general, existirá una presión de selección que establezca toda suerte de retrorregulaciones (feedbacks), de reguladores del desarrollo y de canalizaciones que, a despecho de los desplazamientos en

el contenido de genes, tiendan a producir un fenotipo uniforme. Esencialmente, todos estos mecanismos son estabilizadores y tienden a proteger de variaciones al genotipo, contra la selección natural. El flujo de genes y sus consecuencias son, en lo esencial, un elemento retardado en lo que se refiere a la evolución. El flujo de genes, pues, tiene un efecto de mucho alcance sobre la variación geográfica, la adaptación ecotípica, la especiación y la evolución a largo plazo.

La existencia de nuevos genotipos por recombinación

No es el "gene desnudo" lo que está expuesto a selección natural, sino más bien el fenotipo, la manifestación del genotipo entero. Los genotipos, más que los genes, es lo que debe considerar el investigador de la evolución. Los genotipos son combinaciones de genes y el número de combinaciones posibles es abrumador, incluso para un corto número de genes. Un organismo con 1 000 loci, cada uno con 4 aleles, puede producir 4^{1000} tipos gaméticos que se traducen a 10^{1000} genotipos diploides. Incluso un solo par de padres que difieran entre sí, digamos, en 100 loci, pueden en el curso del tiempo dar lugar a 3^{100} descendentes genéticamente distintos. Como un gene dado, sobre diferentes fondos genéticos, es posible que tendrá un amplio margen de aportaciones a la vialidad, que potencialmente oscilarán desde los letales a los sumamente apropiados, la variación genotípica tiene una importancia crucial en la evolución. La recombinación, pues, es, por mucho, la fuente más importante de variación genética.

Un organismo asexual, haploide, normalmente carece de la capacidad de recombinación (véanse luego las excepciones). Depende de la mutación para su variabilidad. Por el simple dispositivo de permitir el intercambio de material genético entre individuos sexuales, se ha incrementado vastamente la producción de distintos genotipos. Ésta es la importancia biológica de la reproducción sexual como señaló Weismann hace tiempo. La genuina reproducción sexual siempre implica la fusión de dos gametos haploides que se traducen en la producción de un cigote diploide. En algún momento, entre la fecundación y la formación de gametos, se verifica la *meiosis*, una serie de dos divisiones celulares durante las cuales se reduce a la mitad el número de cromosomas. En los animales superiores esta reducción del número de cromosomas precede inmediatamente a la formación de gametos. En muchos organismos inferiores sigue inmediatamente a la fecundación. Los detalles complejos y no completamente entendidos de la meiosis se describen en la literatura citológica. Para nuestro propósito baste señalar que los cromosomas paternos y maternos tienden a emparejarse entre sí durante una fase de la meiosis, a romperse en varios lugares y a intercambiar piezas. Esto se denomina entrecruzamiento (Fi-

gura VII-5). Los cromosomas de los gametos resultantes son, pues, una recombinación de los cromosomas homólogos de los padres. La cantidad de variabilidad genética producida por este entrecruzamiento es enorme. Por la recombinación, una población puede generar una gran variabilidad genotípica durante muchas generaciones sin ingresos genéticos (mutación o flujo de genes). Los experimentos de Spassky y col. (1958) y de Spiess (1959) constituyen demostraciones convincentes del hecho.

La sexualidad es, en ciertas situaciones, difícil de definir. Podría pensarse que la existencia del dimorfismo sexual, la existencia de órganos sexuales (ovarios, oviductos) y la producción de huevos constituyen pruebas obvias de sexualidad. Sin embargo un insecto hembra con las propiedades señaladas que se reproduce por partenogénesis ameiótica permanente ca-

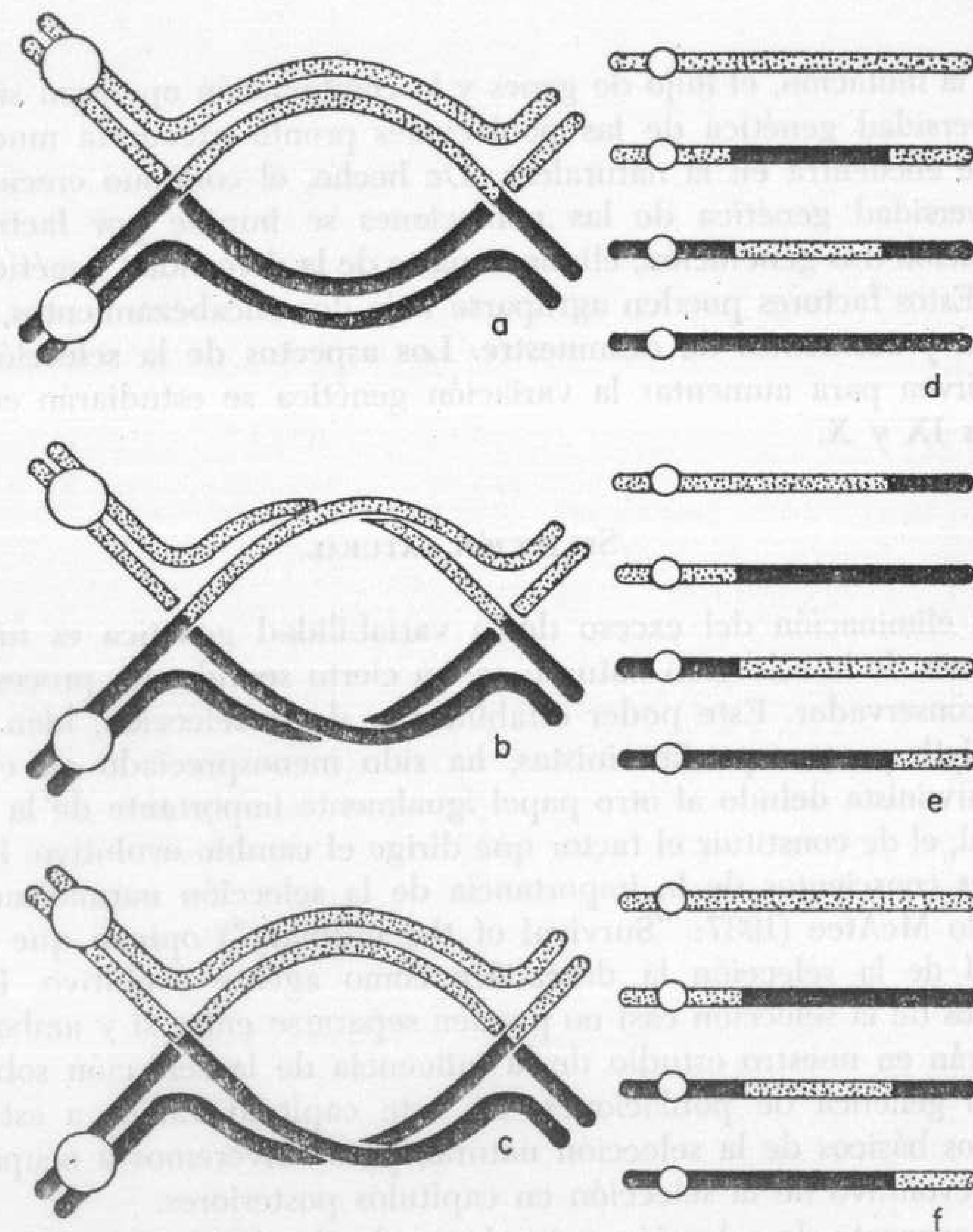


FIG. VII-5. Pares de quiasmas, recíproco (*a*, *d*), complementario (*b*, *e*) y diagonal (*c*, *f*). (Según White, 1954.)

rece del componente esencial de la reproducción sexual, la recombinación genética. Por otra parte, entre los microorganismos se ha descubierto en años recientes cierto número de procesos de recombinación genética (que tienen poco en común con la sexualidad diploide de los organismos superiores), como son la transformación, la transducción y la heterocariosis. Como estos procesos pueden servir la misma función que la sexualidad en los animales superiores, no pueden ignorarse en una definición biológica de la reproducción sexual (véase Capítulo XIV).

Parece existir una correlación inversa entre el número de generaciones por unidad de tiempo y la importancia relativa de la recombinación (comparada con la mutación) como fuente de nuevos fenotipos. En un organismo con una sucesión lenta de generaciones, una nueva mutación puede comprobarse sobre un fondo genético diferente solamente a intervalos de muchos años. En el hombre, por ejemplo, una nueva mutación puede sólo descubrirse una vez cada 25 años; en un árbol grande y en un gran bosque, una nueva mutación sólo puede comprobarse cada 100-200 años. La presión de mutación como factor evolutivo tiene importancia despreciable en tales organismos. Tales tipos descansan sobre la plasticidad evolutiva sobre el almacenamiento de variación genética y la producción de una gran diversidad de genotipos por recombinación sexual.

En el otro extremo se encuentran los microorganismos. Deben su plasticidad evolutiva a una capacidad de adaptarse a su ambiente cambiante en gran parte por mutación. Una bacteria que se divida cada 20 minutos puede dar lugar teóricamente a unos 2^{72} ($= 10^{22}$) individuos al cabo del día. Una mutación favorable, que en estos organismos haploides afecta al fenotipo casi directamente, se transmitirá con una rapidez extremada. Considerando el enorme tamaño de la población en los microorganismos y el gran número de generaciones por unidad de tiempo, puede proporcionar una cantidad de variabilidad que puede ofrecer todo el material necesario para la selección en un medio que cambie lentamente. Es posible que la mutación desempeñe en los microorganismos la función cumplida por la recombinación en los mecanismos superiores. Hago esta afirmación completamente consciente del hecho de que las diversas formas de recombinación (sexualidad haploide, transducción, transformación, fusión heterocariótica) son mucho más frecuentes en estos organismos de lo que habitualmente se admite. De hecho existen límites evidentes a la adaptación por mutación. Sin embargo, la rapidez del desplazamiento genético, comparado con los cambios del ambiente, y la brevedad de la ruta desde el gene al fenotipo, permiten a los microorganismos que tengan gran posibilidad de adaptarse meramente por mutación. De acuerdo con Dougherty (1955) y Stebbins (1960) creo que las formas más corrientes de asexualidad son secundarias. Los organismos no hubieran adquirido la sexualidad en una extensión tan grande si no les resultara ventajosa y por tanto no estuviera

favorecida por selección natural. La prueba experimental de la eficacia del sistema mutacional de la adaptación ha sido conseguido por Ryan (1953) y su dinámica ha sido investigada por Moser (1958).

Los fenotipos están producidos por genotipos que interactúan con el ambiente, y los genotipos son el resultado de la recombinación de genes encontrados en el acervo de genes de una población local. A esto se debe el hecho de que las poblaciones mendelianas constituyan un eslabón tan crucial en la cadena evolutiva. El estudio de la variación es el estudio de las poblaciones.

Resumen. La mayoría de la variación genotípica que se encuentra en una población se debe a flujo de genes y recombinación. Toda, sin embargo, en último término surgió por mutación. La capacidad diversificante de estos factores es lo suficientemente grande para que no haya dos individuos idénticos en una población que se reproduce sexualmente.

CAPÍTULO VIII

FACTORES QUE REDUCEN LA VARIACIÓN GENÉTICA DE LAS POBLACIONES

Si la mutación, el flujo de genes y la combinación operaran sin control, la diversidad genética de las poblaciones pronto excedería mucho de la que se encuentra en la naturaleza. De hecho, el continuo crecimiento de la diversidad genética de las poblaciones se impide por factores, que, generación tras generación, eliminan parte de la diversidad genética acumulada. Estos factores pueden agruparse bajo dos encabezamientos, selección natural y accidentes de desmuestre. Los aspectos de la selección natural que sirven para aumentar la variación genética se estudiarán en los Capítulos IX y X.

SELECCIÓN NATURAL

La eliminación del exceso de la variabilidad genética es una de las funciones de la selección natural; es, en cierto sentido, un proceso negativo y conservador. Este poder estabilizador de la selección, bien conocido por Blyth y otros predarwinistas, ha sido menospreciado en el período postdarwinista debido al otro papel igualmente importante de la selección natural, el de constituir el factor que dirige el cambio evolutivo. Los pocos autores conscientes de la importancia de la selección normalizadora, por ejemplo McAtee (1937: "Survival of the ordinary") opinan que esta propiedad de la selección la descalifica como agente evolutivo. Estos dos aspectos de la selección casi no pueden separarse entre sí y ambos se considerarán en nuestro estudio de la influencia de la selección sobre la variación genética de poblaciones. En este capítulo vamos a estudiar los aspectos básicos de la selección natural, pero volveremos a ocuparnos del papel evolutivo de la selección en capítulos posteriores.

El concepto de selección natural era el pilar fundamental de la teoría de Darwin de la selección, y todo el que hable hoy de darwinismo y de neodarwinismo tiene en el pensamiento una teoría de la evolución en la

que la selección natural desempeña un papel decisivo. Sin embargo, el concepto de que los individuos dotados de modo distinto tienen distinta probabilidad de supervivencia y de éxito reproductivo es mucho más antiguo. Zirkle (1941) ha reunido una lista impresionante de autores predarwinistas, la mayoría de los cuales llegaron con independencia a la misma conclusión y la expresaron más o menos definitivamente, y Eisely (1959) añadió el nombre de Blyth a la lista. Sin embargo, es indudable que fue Darwin quien logró para el concepto un consenso general. Su ulterior adopción estuvo correlacionada íntima pero inversamente con el predominio del pensamiento tipológico. La historia muestra que el tipólogo no puede tener y de hecho no tiene aprecio por la selección natural. Cuanto más se ha difundido en biología el pensamiento estadístico o de poblaciones tanto más se ha impuesto la tremenda importancia de la selección natural.

¿Qué entendemos por "selección natural"? Darwin tenía un concepto perfectamente claro. Destacaba constantemente que los diversos individuos de una población difieren entre sí de innumerables modos y que la naturaleza de estas diferencias tiene una influencia decisiva sobre el potencial evolutivo de sus portadores. Un individuo que pueda "variar aunque sea ligeramente de cualquier modo provechoso para él bajo las condiciones complejas y a veces variables de vida, tiene mayor probabilidad de sobrevivir y por ello se selecciona naturalmente". Desgraciadamente Darwin a veces también usó la frase de Spencer "supervivencia del más apto" y por ello fue acusado de un razonamiento tautológico (circular): ¿Cuál sobrevive? El más apto. ¿Cuál es el más apto? El que sobrevive. Decir que esto es la esencia de la selección natural es una vaciedad. Es indudable que los individuos que tienen más descendencia son, por definición, los más aptos (Lerner, 1959). Sin embargo, esta adaptación está determinada (estadísticamente) por su constitución genética. Expongamos claramente que lo que realmente cuenta en la evolución no es la supervivencia sino la contribución hecha por un genotipo al acervo de genes de la generación siguiente y de las posteriores. El éxito reproductivo, más que la supervivencia, es lo que se destaca en la definición moderna de selección natural. Un genotipo superior tiene mayor probabilidad de dejar descendencia que un genotipo inferior. La selección natural, simplemente, es la perpetuación diferencial de los genotipos. La mayoría de las objeciones formuladas a la selección natural y a su papel en la evolución se invalidan y carecen de sentido en cuanto la formulación tipológica de la selección natural se sustituye por una basada en la probabilidad del éxito en la reproducción.

Cuando Darwin habla de selección, lo que está en primer plano en su mente es mortalidad diferencial aunque también menciona específicamente "éxito en dejar descendencia". Como gran parte de esta mortalidad afecta a formas juveniles (que se producen en una edad anterior a la reproductiva) conduce inevitablemente a la reproducción diferencial. Sin embargo alguna mortalidad diferencial es postreproductora y por ello sin significación selectiva. A la vez, gran parte de la reproducción diferencial se produce sin mortalidad y sin embargo da lugar a un desplazamiento de la frecuencia de los genes de generación en generación. Por ello los evolucionistas modernos incluyen en selección natural todo factor que contribuya a la reproducción diferencial.

Dos afinamientos de nuestro pensamiento han reforzado el reconocimiento de la importancia de la selección natural. El tipólogo considera la selección natural como un fenómeno de todo o nada. Supone que un tipo es mejor y por ello sobrevive, mientras que otro tipo es inferior y por ello desaparece. La selección natural en esta interpretación es inmediata, absoluta y final. Bajo estas premisas, cabría esperar que toda población constara uniformemente de individuos perfectos. Como las poblaciones naturales no concuerdan con esta cualidad, habría que rechazar la importancia de la selección natural. Sin embargo, si la selección natural se considera como un fenómeno estadístico el hecho significa meramente que el genotipo mejor tiene "más probabilidad de supervivencia" como Darwin decía tan correctamente. Un individuo de color claro de una especie de polilla con melanismo industrial, puede sobrevivir en una zona fuliginosa, y reproducirse, pero sus probabilidades de conseguirlo son mucho menores que las de un individuo negruzco coloreado de modo críptico. En la naturaleza sucede no rara vez que, por una razón u otra, un individuo superior no consigue reproducirse mientras que otro inferior lo logra con abundancia. Pero la probabilidad estadística de que así suceda es tanto menor cuanto mayor sea la diferencia de viabilidad de los dos genotipos. La selección natural, por ser un fenómeno estadístico no es determinista; sus efectos no pueden predecirse rígidamente, en particular en un medio cambiante.

El segundo perfeccionamiento de nuestro modo de pensar es la comprobación de que la selección natural favorece (o discrimina) fenotipos, no genes o genotipos. Donde las diferencias genotípicas no se manifiesten en el fenotipo (por ejemplo en el caso de recesivos ocultos), tales diferencias son inaccesibles a la selección y en consecuencia inoperantes. La mayoría de la variación fenotípica sobre la que trabaja la selección (en especies sexuales), es el resultado de la recombinación y no de nuevas mutaciones. El hecho de que el fenotipo determine adaptación es la razón de la extraordinaria importancia evolutiva en los procesos de desarrollo que moldean el fenotipo, como tan elocuentemente ha destacado Waddington (1953a, 1957). Todos los perfeccionamientos en el "epigenotipo", todos los genes que amortiguan del mejor modo el desarrollo contra fluctuaciones del ambiente o contra errores metabólicos, contribuirán a la adaptación. Y, como veremos

en el Capítulo X, el fenotipo no es un mosaico de caracteres independiente, sino la manifestación integrada del genotipo total.

La actitud moderna frente a la selección natural tiene dos raíces. Una es el análisis matemático (R. A. Fisher, Haldane, Sewall Wright y otros), que demuestra concluyentemente que toda ventaja selectiva incluso minúscula puede conducir, eventualmente, a una acumulación en la población de los genes responsables de tales ventajas. La otra raíz es la abrumadora masa de material reunida por los naturalistas sobre el efecto del medio. Estas pruebas recibieron una interpretación en gran parte lamarckiana en los días en que se creía que las mutaciones se producen por saltos y cataclismos. Llegó una impetuosa fuente de datos en favor del punto de vista seleccionista al descubrirse mutaciones pequeñas y al comprobarse que, de hecho, toda variación tiene en último término un origen mutacional.

La selección natural no da sólo la clave de la evolución, sino de uno de los fenómenos que más han intrigado al hombre. La mayoría de los evolucionistas principales han dedicado capítulos de sus libros a este fenómeno y se han sostenido sobre el tema muchas conferencias. La lectura de estas discusiones llenas de pensamiento ayudará a entender el intrincado trabajo de la selección natural. Deseo mencionar especialmente a Fisher (1930, 1954) Haldane (1932), H. J. Muller y col. (1949), Stebbins (1950, capítulo 4), Dobzhansky (1951, capítulo 4), Simpson (1953, capítulo 5), Ludwig (1954), Wright (1956) y Lerner (1959). Los factores selectivos del ambiente han sido tratados por Allee y col. (1949) y por Andrewartha y Birch (1954). La exposición más sistemática de la literatura antigua es la de Plate (1913), en algunos aspectos todavía legible, aunque Plate, como antes Darwin, llegó a combinar la interpretación seleccionista con el lamarckismo.

Las diversas objeciones planteadas contra la selección natural se han considerado, punto por punto, por Plate (1913) Zimmermann (1938) y Ludwig (1940). La mayoría de las críticas parecen fuera de lugar al evolucionista familiarizado con la genética moderna. Sin embargo, la consideración de algunas de estas objeciones puede ayudar a esclarecer las ideas.

Básicamente, los argumentos de los antiseleccionistas se basan en su incapacidad de apreciar la naturaleza estadística de la selección. En consecuencia carecen de valor todas sus objeciones basadas sobre adaptaciones imperfectas o sobre presiones de selección contradictorias. Por ejemplo, los antiseleccionistas señalan que gran parte de la mortalidad de los animales jóvenes es puramente accidental, más que selectiva, como en el caso de plancton comido indiscriminadamente por los grandes peces o ballenas. Esta observación pasa por alto el hecho de que entre los individuos restantes (y es indiferente que quede el 50, el 5, ó el 0,01 por ciento de la población), los factores selectivos determinarán en gran parte el éxito en la reproducción. Un segundo tipo de argumento erróneo se apoya en la observación de que incluso algunos de los animales con color protector son presa de sus enemigos, o que un insecto protegido, por su coloración críptica, de un depredador vertebrado puede sucumbir a un parásito himenóptero. Estos argumentos descubren el aspecto peor del pensamiento tipológico. ¡Nadie pretende que la selección natural dé la inmortalidad! Simplemente determina la probabilidad de la supervivencia y del éxito reproductivo relativo entre los miembros de una población. Todo lo que aumente esta probabilidad será seleccionado en favor, y no atañe a esta selección cuales sean los factores de mortalidad residuales.

Otras dos objeciones conocidas son 1) que otras especies sobreviven en circunstancias similares sin la adaptación establecida, y 2) que la especie ya posee un dispositivo bastante bueno de modo que ¿por qué crear otro que pudiera no resultar tan bueno?

Por ejemplo, si un animal de desierto tiene varias adaptaciones de conducta, como costumbres nocturnas y secretas ¿para qué necesita una coloración protectora (Hoesch, 1956)? ¿Por qué la selección natural habría de favorecer un gran tamaño corporal en las partes más frías del ámbito de especies de sangre caliente, si el calor puede conservarse con igual eficacia aumentando la densidad de la piel o del plumaje (Scholander, 1955)? Estas objeciones ignoran el hecho de que las distintas vías de adaptación a la misma condición del medio no se excluyen estrictamente, sino que pueden superponerse. Ninguna adaptación es tan perfecta que prive a mecanismos adaptativos paralelos de toda ventaja selectiva.

Los antiseleccionistas con frecuencia ponen en duda el valor selectivo de los genes que añaden sólo muy poco a la adaptación, y pasan por alto el hecho de que la selección trabaja, no sobre genes individuales, sino sobre fenotipos. Un lote de ventajas muy pequeñas cuando se combinan en un mismo genotipo único puede suponer mucho en la adaptación. Los valores selectivos son acumulativos. Para ilustrarlo, consideremos un modelo arbitrario de una población con 1 000 loci polialélicos no fijados, y que cada uno de estos aleles posee un efecto individual muy ligero sobre la viabilidad. Dependiendo de los factores ambientales fluctuantes y de otros factores, un alele puede tener un valor selectivo positivo o negativo. Debido a la recombinación y a la determinada constelación local y contemporánea de factores ambientales, la mayoría de los individuos tendrán una mezcla media de factores positivos y negativos. Pero algunos individuos tienden a encontrarse en los extremos de la curva de variación. Los que poseen más factores positivos tienden a poseer una probabilidad muy superior de sobrevivir y de reproducirse con más éxito. Los que poseen principalmente factores negativos, casi con seguridad morirán sin dejar descendencia. Así, en cada generación, la frecuencia de los genes negativos declinará y la de los positivos se elevará. Este modelo, aunque poco

elaborado, ayuda a entender el efecto aditivo de los factores de viabilidad.

La presión de selección con frecuencia se trata como si fuera una condición uniforme en todas los tiempos y lugares. De hecho, fluctúa enormemente y resulta muy enérgica en momentos de crisis. Una sequía grave, un invierno excepcionalmente duro, una gran penuria de alimentos, la aparición de un nuevo animal de presa, o de una nueva enfermedad, todos estos casos eliminarán genotipos situados por debajo de las condiciones medias (Taylor, 1934). El efecto total de la selección natural sólo puede calcularse si se tienen en cuenta las crisis y catástrofes experimentadas por toda población a intervalos regulares. Por ejemplo, Europa central en 1946-47 padeció uno de los inviernos más duros y prolongados desde hacía decenios. El suelo se congeló durante 111 días en una localidad próxima a Berlín, lo que provocó una exterminación local casi completa de topos (*Talpa europaea*). Murieron de consunción, por no poder encontrar su alimento habitual (insectos, larvas, lombrices de tierra). Como la disminución de la provisión de alimento constituyó un factor selectivo más decisivo, en estas condiciones, que la mejoría de la conservación del calor, el hecho se tradujo en premiar selectivamente el pequeño tamaño corporal. En consecuencia, se produjo una espectacular disminución del tamaño del cuerpo en la población de supervivientes (Stein, 1951; Fig. VIII-I).

Los acontecimientos "improbables" y las constelaciones de genes desempeñan un papel en la selección que el tipólogo entiende con dificultad. Los matemáticos han señalado que en la evolución operan números tan astronómicos que pueden suceder incluso acontecimientos "improbables". La mayoría de las especies tienen en cada generación millones de individuos genéticamente únicos, cada uno de los cuales produce miles o millones de gametos distintos. Hay miles o millones de generaciones durante el transcurso de la vida geológica de cada especie. En estas condiciones, un acontecimiento puede llegar a producirse con certeza aunque la probabilidad de que ocurra sólo sea de uno por mil millones. Sin embargo, el número total de genotipos posibles de una especie es infinitamente mayor que el número posible de individuos.

Norma de reacción y selección. El fenotipo nunca descubre la potencialidad total del genotipo. La misma comadreja que es parda en verano tiene la capacidad potencial de ser un armiño blanco en invierno. La diferencia entre un oficinista con palma de la mano lisa y la mano callosa de un obrero que haga un trabajo rudo no es genética. Esta interacción entre potencial genético y respuesta en el desarrollo suele pasarse por alto en un argumento antiseleccionista que con frecuencia se aduce. Muchos vertebrados nacen con callos donde la piel desnuda toca al suelo, como en las rodillas del jabalí *Phacochaerus* y en la pechuga del avestruz. Estos callos comienzan por aparecer en los embriones mucho antes de haber sido usados. Sobre esta base se argumenta que si los callos son la reacción a la

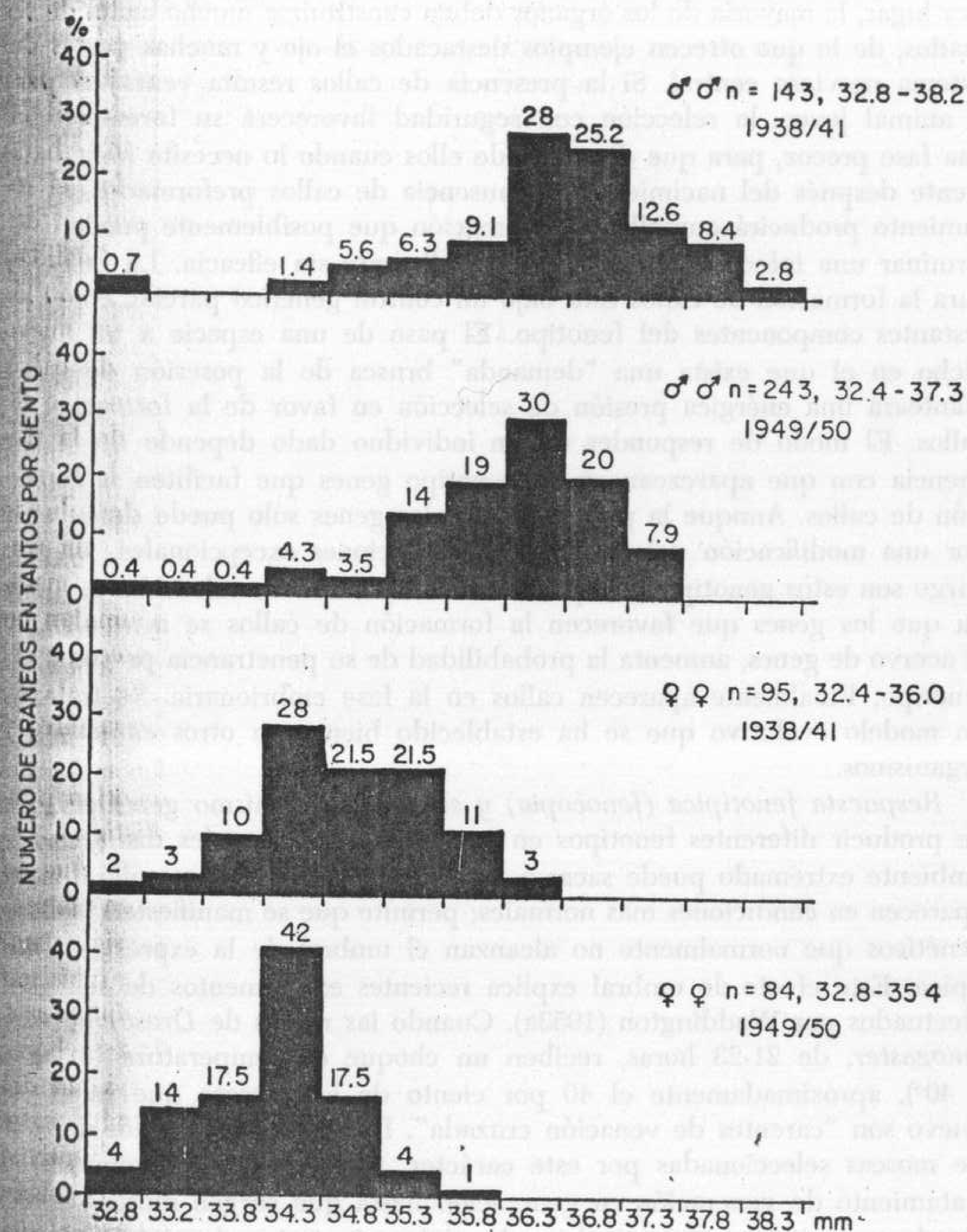


FIG. VIII-1. Longitud del cráneo de topos adultos machos y hembras (*Talpa europaea*) antes (1938-1941) y después (1949-1950) de un invierno catastrófico para ellos. (Según Stein, 1951.)

fricción sobre la piel y si no hay tal fricción en los embriones, la aparición de los callos en el embrión debe considerarse como una "herencia de caracteres adquiridos". El argumento pasa por alto una serie de puntos. En pri-

mer lugar, la mayoría de los órganos deben constituirse mucho antes de ser usados, de lo que ofrecen ejemplos destacados el ojo y muchas partes del sistema nervioso central. Si la presencia de callos resulta ventajosa para el animal joven, la selección con seguridad favorecerá su formación en una fase precoz, para que disponga de ellos cuando lo necesite inmediatamente después del nacimiento. En ausencia de callos preformados, el rozamiento producirá ampollas e inflamación que posiblemente pueden determinar una infección grave o que se alimente sin eficacia. La facilidad para la formación de callos está bajo un control genético parcial, como los restantes componentes del fenotipo. El paso de una especie a un nuevo nicho en el que exista una "demanda" brusca de la posesión de callos planteará una enérgica presión de selección en favor de la formación de callos. El modo de responder de un individuo dado depende de la frecuencia con que aparezcan en su genotipo genes que faciliten la formación de callos. Aunque la presencia de tales genes sólo puede descubrirse por una modificación del fenotipo en condiciones excepcionales, sin embargo son estos genotipos los que se favorecerán por la selección. A medida que los genes que favorecen la formación de callos se acumulan en el acervo de genes, aumenta la probabilidad de su penetrancia precoz en el fenotipo. Finalmente aparecen callos en la fase embrionaria. Se trata de un modelo evolutivo que se ha establecido bien para otros caracteres y organismos.

Respuesta fenotípica (fenocopia) y selección. El mismo genotipo puede producir diferentes fenotipos en condiciones ambientales distintas. Un ambiente extremado puede sacar a luz posibilidades de desarrollo que no aparecen en condiciones más normales; permite que se manifiesten factores genéticos que normalmente no alcanzan el umbral de la expresión fenotípica. Este efecto de umbral explica recientes experimentos de selección efectuados por Waddington (1953a). Cuando las ninfas de *Drosophila melanogaster*, de 21-23 horas, reciben un choque de temperatura (4 horas a 40°), aproximadamente el 40 por ciento de las moscas que salen del huevo son "carentes de venación cruzada". Los troncos formados a partir de moscas seleccionadas por este carácter, responden más fácilmente al tratamiento de generación en generación hasta que surgen moscas carentes de venación cruzada; incluso de ninfas sin tratar. La interpretación más sencilla se basa en la observación de que aproximadamente el 60 por ciento de las moscas no responden al choque debido a la falta o a la insuficiencia de genes capaces de responder al tratamiento. Sólo responden las moscas que poseen un suficiente número de los numerosos genes que contribuyen al estado de carencia de venación cruzada (Stern, 1958; Milkman, 1960a, b, 1961). La presencia de genes para la carencia de venación cruzada con escasa frecuencia no basta en condiciones normales para elevar al fenotipo por encima del umbral de visibilidad. Sin embargo, el tratamiento descubre a las moscas portadoras de tales genes y su selección persistente permite una acumulación creciente en el acervo de genes de los que contribuyen a la carencia de venación cruzada hasta que el carácter se manifiesta en el fenotipo aunque no se aplique el choque. Milkman (1960a, b, 1961) y Bateman (1959) han analizado más los aspectos genéticos y de desarrollo de esta selección y Waddington (1957) ha descrito otro caso similar (bitórax). El término "asimilación genética" que Waddington utiliza para estos casos me parece pobremente elegido porque no destaca el punto esencial de que el tratamiento térmico meramente descubre que, entre un número de individuos, ya hay portadores de poligenes o de modificadores del fenotipo deseado. Lo que realmente sucede es una selección umbral. Muchas observaciones que antes se interpretaban en términos lamarckianos o como consecuencia del efecto de Baldwin, probablemente se deben al mismo efecto de selección umbral.

Estructuras perjudiciales. Uno de los posteriores argumentos antiseleccionistas se aproxima a la siguiente afirmación: "la selección natural no puede ser muy eficaz ya que permite que se establezcan estructuras no adaptativas e incluso perjudiciales". Esta aseveración se funda en varios supuestos no demostrados o en interpretaciones evidentemente erróneas que hemos de discutir.

En primer lugar, uno nunca puede afirmar con seguridad que una estructura dada no posea importancia selectiva. Los peculiares peines tarsales de los machos de ciertas especies de *Drosophila* ha resultado que poseen una función importante durante la copulación; las pautas de color de los caracoles *Cepaea* poseen una importancia críptica, ya que disminuyen la presión de los animales de presa (Cain y Sheppard, 1950). Muchos aspectos del fenotipo pueden poseer funciones que no se entienden plenamente. El fenotipo visible es, en grado considerable, simplemente el subproducto incidental de un genotipo pleiótropo seleccionado por su adaptación general. Dado que la selección favorece ciertos genes y combinaciones de genes, importa poco que algunas manifestaciones del fenotipo no sean directamente adaptativas, siempre que no sean perjudiciales. Hay muchos de estos caracteres "admisibles" en cada fenotipo como ya hemos señalado al considerar el polimorfismo (Capítulo VII).

Muchas estructuras poseen diferentes valores selectivos en diferentes fases del ciclo de vida. Un genotipo puede estar favorecido por la selección porque es superior en una fase precoz del ciclo de vida aunque produzca un fenotipo desventajoso en la fase adulta posterior o durante la vida postreproductora. Es muy posible, por ejemplo, que las grandes astas del ciervo volante *(Cervus megaceras)* estén seleccionadas, debido a que los machos con anteras relativamente máximas son los que tienen más éxito en la clase de la primera edad, que participa en la reproducción.

Esto haría más por aumentar la frecuencia de genes para el gran tamaño de las astas que por disminuir la cierta contraselección para las astas excesivas que pudiera producirse en las clases de edad superior (suponiendo, en todo ello, que el tamaño del cuerpo posea ventajas selectivas). Lo que se selecciona es el genotipo como un todo. Otra categoría de caracteres agrupa los que, aunque carecen de ventaja selectiva notoria, al menos no son desventajosos. Los componentes selectivos neutros del fenotipo pueden establecerse en una población o en una especie si son el subproducto pleiótropo de un genotipo selectivamente superior (véase Capítulo X).

Un último tipo de objeciones elevado contra la potencia de la selección natural se refiere a la afirmación de que caracteres tan complejos como el ojo y el cerebro, que muestran una adaptación perfecta, no han podido evolucionar gradualmente por mutación fortuita y la consiguiente selección. Este problema se considerará en el Capítulo XIX.

La fuerza de la selección

Los cálculos clásicos del poder de la selección natural (Fisher, 1930; Haldane, 1932) se basaban deliberadamente en diferencias muy ligeras del valor selectivo de los genes que compiten, con el fin de demostrar que se producen cambios evolutivos incluso cuando un gene es superior a su alele únicamente en un 0,1 por ciento. Se están acumulando muchas pruebas que indican que las diferencias en valores selectivos entre genotipos que se producen en poblaciones naturales pueden subir al 30 ó 50 por ciento. Así lo ha mostrado Gershenson (1946) para el morfo negro del hamster *(Cricetus)*, Goldschmidt (1947), Haldane (1957) y Kettlewell (1961) para el melanismo industrial (Tabla VIII-1) y Dobzhansky (1951) y colaboradores para las ordenaciones de genes en *Drosophila* (véase también Capítulo IX).

TABLA VIII-1. *Mortalidad diferencial de* Biston betularia *liberada en diferentes bosques* (según Kettlewell, 1961)

Número liberado		*Tipo de bosque*	*Número comido por las aves*		*Porcentaje recapturado vivo*	
Melánico	*Pálido*		*Melánico*	*Pálido*	*Melánico*	*Pálido*
Igual		Agrisado	164	26	—	—
Igual		Fuliginoso	15	43	—	—
473	496	Agrisado	—	—	6,3	12,5
447	137	Fuliginoso	—	—	27,5	13,0

La rapidez con que han aparecido estirpes resistentes al DDT en la mosca corriente *(Musca)* y otros insectos, o con que se han hecho resistentes a los antibióticos diversos gérmenes patógenos demuestra asimismo la magnitud de algunos coeficientes selectivos.

La rapidez de la respuesta a los factores selectivos del medio también se descubre en la sensibilidad de respuesta del genotipo a cambios del ambiente. Así se ha establecido para los cambios estacionales en las frecuencias de genes, como en el caso de inversiones de ciertas poblaciones de *Drosophila pseudoobscura* (Dobzhansky, 1951) y de *D. funebris* (Dubinin y Tiniakov, 1945) y las formas de color de la mosca doméstica (Sacca, 1956) y en el escarabajo *Adalia* (Timoféeff-Ressovsky, 1940b) y en el hamster (Gershenson, 1946). La magnitud de los coeficientes de selección permite efectuar un estudio experimental de tales genes en el laboratorio, y la magnífica labor de Dobzhansky y su grupo sobre el significado selectivo de las ordenaciones de genes en *Drosophila* ha contribuido mucho a hacernos comprender como opera la selección natural.

Particularmente impresionante es la extraordinaria sensibilidad de la respuesta selectiva a ligeros cambios del ambiente. La literatura registra numerosos casos de genes o de ordenaciones de genes que resultan sumamente ventajosos en un medio, por ejemplo a 25°, pero que son neutros o perjudiciales en otros medios, por ejemplo a 16° (Dobzhansky, 1951). Como ejemplo típico puede citarse el siguiente: las poblaciones experimentales de *Drosophila pseudoobscura* se alimentaron con dos especies de levadura *(Zygosaccharomyces* y *Kloeckera)*. Las poblaciones contenían dos ordenaciones de genes (Standard = *ST* y Chiricahua = *CH*), cuyos heterocigotes eran manifiestamente superiores a 25°. Esta heterosis de *ST/CH* desaparece para los troncos de *Zygosaccharomyces* a 21°, en que *ST/CH* y *ST/ST* muestran adaptación igual y superior a *CH/CH*. A 16° no parece existir ninguna diferencia apreciable en la adaptación de ninguno de los tres genotipos en ninguna de las dos condiciones de cultivo (Dobzhansky y Stassky, 1954b). La extremada sensibilidad del genotipo a las condiciones ambientales no puede ponerse en duda ni en los casos en que las diferencias de viabilidad no se manifiestan en el fenotipo visible. Pueden producirse cambios bruscos en una población en el curso de pocas generaciones.

En la explotación de los recursos naturales, debemos tener mucho cuidado en evitar una selección indeseable. Por ejemplo, los cazadores que continuamente tiran a los ciervos que tienen las mejores astas, efectúan una presión de selección en favor de la conformación inferior de las astas. La disminución de la frecuencia de la zorra plateada y la propagación de cualidades indeseables en varios animales de caza (Voipio, 1950) puede en parte deberse a esta selección negativa. La pesca comercial también a veces establece tales presiones perjudiciales de selección. El salmón rosado *(Oncorhynchus gorbuscha)* del sudeste de Alaska consta de muchas po-

blaciones locales, que difieren en la época de desove. La pesca sólo se permite durante una temporada, pero ésta se inicia antes de que comience la emigración del salmón y sólo desde que se establece la veda se protege eficazmente la especie. En consecuencia la dura presión de la pesca se ha efectuado sobre los primeros movimientos de la especie y se ha traducido en la virtual extinción de ellos. En 20 de 22 localidades se ha retrasado concretamente la fecha en que se llega al 75 por ciento de la pesca por temporada. En una localidad, por ejemplo, este punto del 75 por ciento se alcanzó el 28 de julio en 1921, el 2 de agosto en 1926, el 9 de agosto en 1930, el 16 de agosto de 1936, y el 18 de agosto de 1944. Si la estación de pesca se hubiera dispuesto para proteger no sólo las últimas salidas sino también las primeras, la pesca no se hubiera traducido en esta eliminación virtualmente completa de las poblaciones con genes para el desove precoz (Vaughan, 1947).

La eficacia de la selección natural puede verse de otras maneras. Una de ellas es el desarrollo rápido de estirpes resistentes de insectos frente a cualquier insecticida. En la agricultura y horticultura continuamente se están introduciendo nuevos insecticidas para competir con el problema de la resistencia. Dos años después de haberse usado DDT para el control de la mosca doméstica se habían desarrollado estirpes resistentes, con independencia, en diversas partes del mundo. La literatura sobre este tema es tan voluminosa que se han publicado monografías y bibliografías especiales (por ejemplo, Babers y Pratt, 1951; Brown, 1958). Análogamente los microorganismos tienen la capacidad de desarrollar estirpes resistentes a los antibióticos y otros fármacos. Esta resistencia resulta de la selección de unas cuantas mutaciones o combinaciones de genes resistentes, exactamente como en los organismos superiores. En vista de su importancia práctica se ha estudiado en varios laboratorios el desarrollo de estirpes resistentes en microorganismos e insectos. El descubrimiento sorprendente de estos estudios es la multiplicidad de rutas por las que puede alcanzarse el mismo objetivo. La resistencia al DDT, en *Drosophila melanogaster* se alcanzó de tres modos muy distintos en tres laboratorios diferentes (Crow, 1954; Sokal y Hunter, 1954; King, 1956). Para resúmenes más recientes véase Milani (1956), Crow (1957), King y Sömme (1958) y Oshima (1958).

La enfermedad es otro factor selectivo de máxima importancia como ha estudiado brillantemente Haldane (1949c). La resistencia a la enfermedad puede dar una ventaja selectiva sobre un competidor, individuo o especie, que no sea inmune. Diferentes genotipos diferirán en sus propiedades inmunológicas. Enfermedades muy específicas de huésped (y tipos de parasitismos) tendrán efectos ecológicos muy distintos (por ejemplo poner a disposición recursos alimenticios para los competidores) que las enfermedades menos específicas.

El fenotipo como compromiso

Una de las razones por la que a veces se pone en duda el papel de la selección natural en la evolución es, cosa curiosa, que no se la considera suficientemente eficaz. ¿Por qué una especie no adquiere una mayor velocidad de carrera si ello le ayuda a huir de sus enemigos? ¿Por qué no produce más crías? Tales cuestiones pasan por alto el hecho de que el fenotipo es un compromiso entre todas las presiones de selección y que algunas de ellas se oponen entre sí. El criador de animales domésticos sabe muy bien que la producción de huevos en las gallinas o de leche en las vacas ha aumentado por una fuerte selección, pero también sabe que por este éxito se ha pagado un precio. Las estirpes de alto rendimiento de los animales domésticos no hubieran podido sobrevivir en la naturaleza expuestos a los elementos y en competencia con otras especies. La adaptación es una propiedad del genotipo total. El fenotipo es el producto de un compromiso obligado por la necesidad de equilibrio. La literatura reciente

TABLA VIII-2. *Supervivencia de los estorninos suizos* (Sturnus vulgaris) *al dejar el nido* (según Lack, 1954)

Número en la nidada	*Número de crías anilladas*	*Número de capturas de más de 3 meses*	
		Por 100 crías anilladas	*Por 100 nidadas anilladas*
		Nidadas tempranas	
1	65	—	—
2	328	1,8	3,7
3	1 278	2,0	6,1
4	3 956	2,1	8,3
5	6 175	2,1	10,4
6	3 156	1,7	10,1
7	651	1,5	10,2 (7-8)
8	120	0,8	
9,10	28	0,0	—
Total	15 757	1,94	—
		Nidadas tardías	
1	44	2,3 (1-3)	5,8
2	192		
3	762		
4	1 564	2,2	8,9
5	1 425	1,8	8,8
6	438	1,4	8,2
7	49	0,0	—
Total	4 474	1,99	—

presenta muchos ejemplos de este compromiso. Lack (1954b) mostró que el tamaño de nidada en las aves está regulado para producir el máximo número de descendencia. Si pusiera demasiados huevos, la eficacia con que alimentan los padres disminuiría y el número de aves, en último término, se reduciría (Tabla VIII-2). Kramer (1946) y Stebbins y Robinson (1946) han observado que en los lagartos, análogamente, dos presiones de selección opuestas determinan el tamaño de nidada o el tamaño de los recién nacidos. Donde los adultos sufren gran mortalidad existe un premio para el gran tamaño de nidada para llenar los territorios vacíos. Cuando existe poca depredación, como sobre los islotes rocosos pequeños o en las montañas, los adultos tendrán gran longevidad y ocuparán todos los territorios disponibles. Las crías nacidas en un estado avanzado tendrán la máxima probabilidad de sobrevivir en estas condiciones que se traducen en una selección para los pollos poco numerosos pero grandes. Diversas excepciones a las reglas ecogeográficas se deben al parecer a un conflicto de presiones de selección (Snow, 1954a; Mayr, 1956; Hamilton, 1961; véase Capítulo XI). Se conocen varios casos en *Peromyscus* (Blair, 1947; Hayne, 1950) en los que el límite de una "raza de sustrato" no coincide con el límite del sustrato. Cuando un ratón de playa pálido se extiende por la zona de suelos oscuros, o cuando una raza procedente de suelos rojizos penetra varios kilómetros en el ámbito de suelos grises, evidentemente la superioridad general (fisiológica) de la raza más "agresiva" sobrepasa la desventaja de su insuficiente fusión con el sustrato. Como en estos casos se trata de desplazamientos recientes en la distribución, es de esperar que la selección corregirá a su tiempo esta discrepancia.

Estos casos ilustran muy bien el período de latencia entre una nueva situación y la respuesta a la selección. Una latencia similar a veces se observa cuando un animal mimético coloniza una zona en que falta el modelo. Así ha sucedido, por ejemplo, con algunas serpientes que imitan la serpiente de coral sumamente venenosa. El mimetismo de la serpiente de coral es, en realidad, muy apropiado para demostrar los múltiples compromisos que hace la selección natural. El mimetismo en estas serpientes generalmente se inicia a partir de un dibujo roto generalizado de bandas, y puede ir a o proceder de mimetismo batesiano, mulleriano, o uno y otro (Hecht y Marien, 1956). El fenómeno de los denominados "estímulos superóptimos" de los etólogos es una prueba final de los muchos compromisos hechos por la selección natural. Los animales poseen tendencias innatas a reaccionar a ciertos estímulos ofrecidos por el medio y en particular por otros individuos coespecíficos. El pollo hambriento de la gaviota argéntea *(Larus argentatus)*, por ejemplo, da una respuesta de petición cuando ve el pico amarillo del padre con una mancha roja cerca de la punta. Sin embargo, los experimentos han mostrado que un objeto más largo y más fino con más rojo y más contraste despierta una respuesta

todavía más pedigüeña (Tinbergen y Perdeck, 1950; Fig. VIII-2). El desarrollo de un pico que incorporara estímulos para provocar las máximas reacciones alimenticias de la cría no se ha realizado, a pesar de la evidente presión de selección favorable, porque habría constituido un instrumento muy ineficaz para un depredador que vive de residuos como la gaviota argéntea.

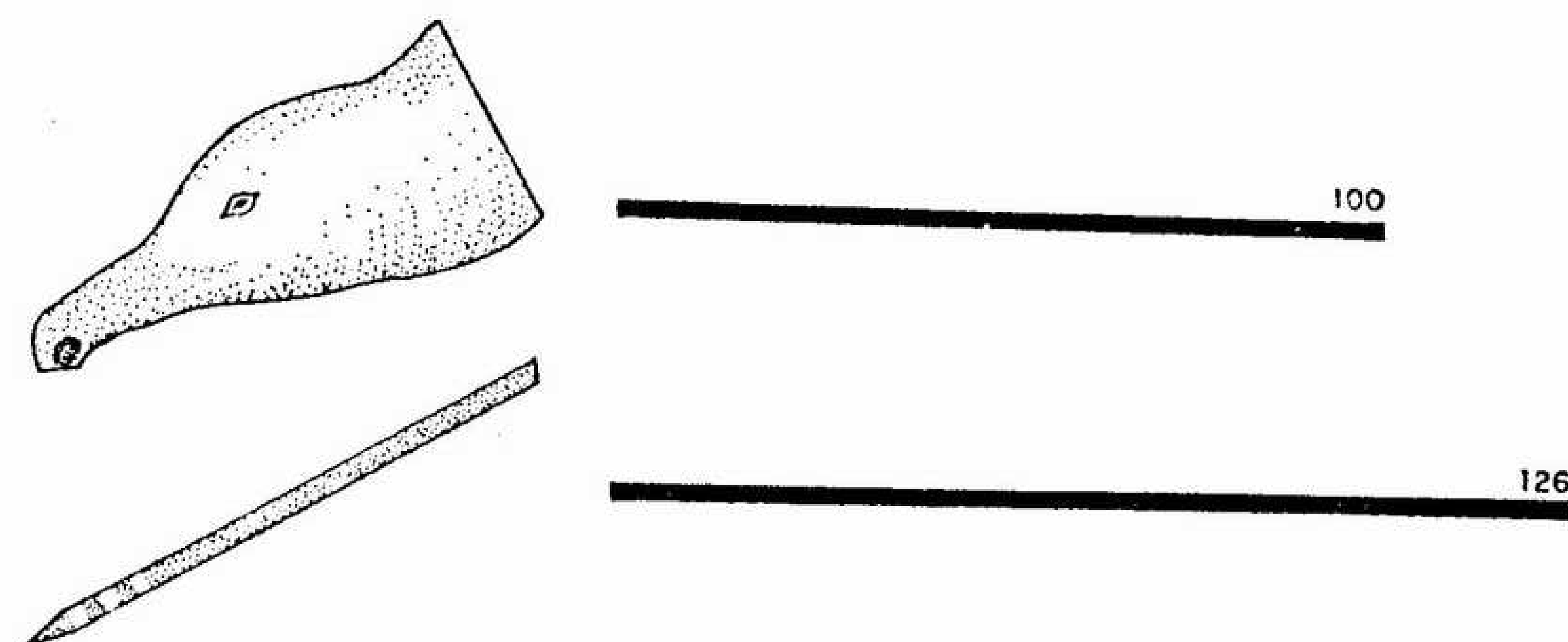


FIG. VIII-2. Modelo de pico superóptimo que desencadena 126 respuestas de petición en pollos de *Larus*, frente a 100 por el modelo que imita la cabeza del padre. (Según Tinbergen y Perdeck, 1950.)

El fenotipo en todos los casos de conflicto está determinado por la fuerza relativa de las dos presiones de selección opuestas. Esto parece evidente, pero a veces se olvida en las discusiones sobre selección. Tomemos de ejemplo el caso famoso de la *fremddienliche Zweckmässigkeit* de los insectos que provocan la formación de agallas y de sus huéspedes. ¿Por qué, como se pregunta Becher (1917), una planta hace la agalla que constituye un domicilio tan perfecto para un insecto que es su enemigo? De hecho nos enfrentamos aquí con dos presiones de selección. Por una parte, la selección trabaja sobre una población de insectos de agallas y favorece a aquellos cuyos productos químicos estimulan la producción de agallas que ofrecen una protección máxima a las jóvenes larvas. Esto, evidentemente, es cuestión de vida o muerte para el insecto de agallas y constituye, pues, una fuerte presión de selección. La presión de selección opuesta de la planta es en la mayoría de los casos sumamente pequeña porque tener unas cuantas agallas disminuye muy poco la viabilidad de la planta. El "compromiso" en este caso está muy en favor del insecto de agallas. Una densidad excesiva del insecto de las agallas suele impedirse por factores que dependen de la densidad y no relacionados con la planta huésped.

Las pruebas de la selección natural son tan universales en la naturaleza

y tan abundantes en la experimentación que parece curioso, pensando retrospectivamente, que su importancia se haya combatido siempre. Incluso actualmente hay todavía biólogos que continúan negando la importancia de la selección natural cuanto apenas merece la pena acumular más pruebas de su validez universal. Más bien ha llegado el momento de intentar abordar algunos problemas enigmáticos y en parte sin resolver asociados con el fenómeno de la selección natural. Los dos problemas que me gustaría destacar son de naturaleza muy distinta: el uno plantea la cuestión de cómo opera la selección natural y el otro cómo afecta el curso ulterior de la evolución.

La población como unidad de ventaja selectiva

Las poblaciones tienen una serie de atributos que suponen una fuerte ventaja selectiva para población como un todo, pero no al parecer sobre ningún individuo o genotipo dentro de la población. En alguno de estos casos es difícil ver cómo la selección de individuos establecerá el equilibrio particular de genotipos que produce los resultados óptimos para la población.

Razón aberrante de sexos. Fisher (1930), Bodmer y Edwards (1960), Kolman (1960) y Shaw (1961) han demostrado que la selección natural normalmente tiende a igualar el gasto parental dedicado a la producción de los dos sexos. Hay especies en las que se producen razones de sexos más o menos aberrantes (por muy distintas razones) y donde es aún oscuro cómo actúa la selección (de modo intra o de modo interpoblacional). Las desviaciones de la razón normal de sexos (50:50) están contrarrestadas en *Asellus aquaticus* por disminución de la fecundidad de los cruzamientos entre los troncos que se desvían de lo normal en la misma dirección ("más hembras" o "más machos") y la heterosis en cruzamiento entre troncos que se desvían en direcciones opuestas. Esto tiende a mantener el equilibrio poligénico en favor de la razón normal de sexos (Tadini, 1958).

En *Drosophila* se han descrito dos tipos de factores de la razón de sexo. En un tipo la infección de las hembras por espiroquetos mata los huevos fecundados por los espermatozoides portadores de *Y* de modo que sólo se producen hijas (Poulson y Sakaguchi, 1961). En el otro tipo, representado por *D. pseudoobscura*, la condición la portan los machos. Un factor genético ligado al sexto provoca la eliminación del cromosoma *Y* durante la espermatogénesis y una división adicional del cromosoma *X*. Tales machos producen sólo hijas (Wallace, 1948). Las presiones de selección opuestas por las que se mantienen en las poblaciones estos factores para las razones del sexo, se han estudiado por Shaw (1959) y Watson (1960).

Velocidad de mutación. Muchos genetistas han señalado que proba-

blemente existe una velocidad de mutación óptima para toda población dada. En una población que ya sea muy variable genéticamente, debido a los diversos dispositivos discutidos en los Capítulos VII y IX, puede no ser necesario e incluso resultar perjudicial, más mutaciones. Por otra parte, en una población genéticamente bastante homogénea, un aumento en la velocidad de mutación pudiera tener gran ventaja selectiva aunque resultara perjudicial para los cigotes específicos indicados, en vista de la naturaleza perjudicial de la mayoría de las mutaciones. ¿Cómo puede establecerse el número óptimo de "genes mutadores" enfrente de la fuerte selección en contra?

Velocidad de dispersión. Las tendencias opuestas para el sedentarismo y para la condición contraria, el flujo de individuos de una población a otra, tiene también un equilibrio óptimo. Una dispersión excesiva destruye la adaptación ecotípica, y una dispersión pequeña induce la reproducción dentro de la misma estirpe. Una vez más la ventaja del equilibrio adecuado parece ser para la población como un todo más que para el individuo. Y esto se aplica a todo el intrincado equilibrio de factores que determinan el grado de reproducción dentro de la población o con individuos de fuera. Sólo contados de estos factores benefician a un individuo *per se*, y gran parte de ellos benefician a la población como un todo. ¿Cómo pues este equilibrio se regula por selección natural?

Existen otras numerosas propiedades de poblaciones en las que parecen producirse conflictos semejantes entre el provecho del individuo y el de la población. Un razonamiento *a priori* me convence de que el conflicto no debe existir. Si una condición dada existe, debe ser resultado de selección, es decir, del éxito desigual de genotipos. Sin embargo, conviene efectuar un análisis más detallado de tales casos. Haldane (1932:207) tal vez haya sido el primer autor que ha llamado la atención sobre el problema de lo que denomina caracteres "socialmente valiosos pero individualmente desventajosos". Señala en particular los "caracteres altruistas", como los que tendrían importancia para la humanidad. Observa que en poblaciones grandes "las ventajas biológicas de la conducta altruista sobrepasan las desventajas sólo cuando una proporción sustancial de la tribu se comporta de modo altruista". Sin embargo, el cuidado por los padres, que depende de caracteres altruistas, tiene una clara ventaja selectiva en el hombre y otras especies.

La solución que suele proponerse para la dificultad planteada por el conflicto entre un beneficio para el individuo y otro para la población consiste en considerar la población más que el individuo como la unidad de selección. Las especies, entonces, se consideran como un agregado de poblaciones que compiten entre ellas, cada una de las cuales con una mezcla fortuitamente diversa de caracteres. Las poblaciones con combinaciones afortunadas prosperarán, las que tienen "malas bazas" se extinguirán. Esta

interpretación sería suficiente si la especie fuera un conjunto así de grupos completamente aislados. En realidad existe un extenso intercambio de genes entre poblaciones, generación tras generación, pero el efecto de este factor sobre la selección entre poblaciones no sé que se haya evaluado nunca de modo adecuado. Parecería preferible buscar selecciones basadas sobre ventajas de genotipos individuales como la explicación de Fisher sobre una pareja razón de sexos.

Selección para el éxito reproductivo

Incluso la selección, con su casi increíble eficacia y sensibilidad, tiene un punto débil en su armadura. La adaptación se mide en términos de la contribución hecha al acervo de genes de la siguiente generación, es decir, en términos del éxito reproductivo. Normalmente, no hay mejor modo de determinar la adaptación general. Sin embargo, esto establece un premio no sólo para la viabilidad general sino para al "mero éxito reproductivo". En los últimos años se ha descrito un creciente número de casos en los que un genotipo se ha propagado por una población, no por ningunas razones de superioridad general, sino, simplemente, porque era un reproductor superior. A veces esto resulta comparativamente inocuo, como en varias formas de dimorfismo sexual. Entre los machos de las aves del paraíso el individuo capaz de estimular sexualmente más, inseminará el máximo número de hembras y contribuirá con el máximo número de genes al acervo de genes de la siguiente generación. Ésta es la razón de los casi absurdos ornamentos de los machos en muchos de estos grupos de aves en los que un solo macho puede fecundar muchas hembras. Podría suponerse que el macho que despliega el máximo vigor en el galanteo, posee, por término medio, una viabilidad superior; sin embargo la extremada notoriedad de tales machos puede llevar a la especie a una posición sumamente precaria y la aparición de un nuevo animal de presa más eficaz puede arruinar la especie. En las especies de animales que no se emparejan, se establece un premio elevado para el vigor sexual de los machos. El macho más activo dejará más descendencia a igualdad de condiciones. Hay muchos genes que parecen tener un efecto sobre el nivel de la actividad sexual (véase Capítulo V para una consideración más detallada).

Hay razones para creer que muchos genes mutantes de *Drosophila* son perjudiciales de modo primario por ser responsables de una disminución del éxito sexual. Reed y Reed (1950) no encontraron diferencia de viabilidad entre troncos, por lo demás en gran parte isogénicos, de moscas de tipo salvaje y de ojo blanco, pero los machos de ojo blanco sólo tenían en la copulación el 75 por ciento del éxito de los machos de tipo salvaje. Sin embargo, como lo mostraron Morpurgo y Nicoletti (1956), otros factores, además de la selectividad de las hembras, afectan la frecuencia de

estos genes en las poblaciones. Genes que pueden poseer efectos pleiótropos sobre el vigor sexual, se han observado también en otros organismos, por ejemplo, por Caspari (1950) para un gene de pigmento en *Ephestia*. El vigor sexual masculino puede variar geográficamente dentro de una misma especie. En tales casos existe un ajuste fino, en cada región, entre el vigor sexual de los machos y el umbral de disposición de las hembras.

La selección para el elevado éxito reproductivo puede ser uno de los factores que contribuyen a las enormes fluctuaciones de tamaño de población entre ciertas especies de roedores o, de hecho, de todo tipo de animal sometido a una pérdida catastrófica de población. Los individuos que sobreviven a estas destrucciones se encuentran en un nicho virtualmente vacante que sitúa un elevado premio a los genotipos que poseen el potencial reproductor más elevado. Los afídidos o *Daphnia* en primavera resuelven este problema abandonando la reproducción sexual; los ratones campestres del género *Microtus* por la rapidez con que maduran y se suceden las generaciones. Una ratona de campo, *Microtus arvalis*, puede ser fecundada a los 13 días, antes inmediatamente después de destetada, y reproducirse por primera vez a los 20 días. Vuelve a copular inmediatamente después del parto y puede producir camadas cada 3 semanas en condiciones favorables. Una hembra en cautividad produce 24 camadas en 20 meses (Frank, 1956). Aunque por este tipo de reproducción incesante con frecuencia lleva a una destrucción parcial o casi completa del habitat, la selección natural, evidentemente, ha sido incapaz de incorporar factores que pudieran amortiguar las fluctuaciones insanas por el hecho del premio elevado puesto al claro éxito reproductor. Pudiera existir una correlación inversa entre la importancia de factores dependientes de la densidad para una especie y el premio al éxito reproductivo. La capacidad reproductiva de los animales pelágicos sostiene esta hipótesis.

En todos los casos mencionados los genes se favorecen porque confieren una ventaja reproductiva, pero no hay pruebas claras de la naturaleza de la influencia residual de estos genes sobre la adaptación general. Si son muy perjudiciales sin duda llevarán a cabo el exterminio de las poblaciones respectivas. La existencia de genes con gran ventaja reproductiva, pero con una viabilidad tan baja que conduzca al exterminio, es una manifiesta posibilidad.

Crosby (1949) ha postulado que en dos poblaciones inglesas de la primavera *(Primula vulgaris)* se difunde un complejo de genes desfavorable porque aumenta la polinación de sus portadores. El resultado sería la sustitución de la heteroestilia, normal en Primulaceae, por la homoestilia. Sin embargo, Ford (1957) cree que la homoestilia, no se difunde constantemente y que el equilibrio en el polimorfismo para las dos condiciones se desplaza siempre que las condiciones ambientales locales piden un aumento o una disminución de la cantidad de reproducción interior (por homoes-

tilia). La presión meiótica (Capítulo IX) es otra condición que se mantiene en las poblaciones, simplemente porque contribuye al éxito reproductivo, pero no perfecciona la viabilidad ni la capacidad concurrente (Hiraizumi y col., 1960). En todos estos casos (véase también Fisher, 1941) la selección favorece genotipos que tienen éxito meramente reproductor, pero que no contribuyen al valor de supervivencia de la especie en su conjunto. Esta esencial debilidad de la selección natural es un peligro potencial para toda especie, incluyendo la humana (Capítulo XX).

Darwin fue consciente de la importancia del éxito en la reproducción y la estudió en parte bajo el epígrafe de "selección sexual". Sin embargo, la selección en favor del éxito en la reproducción en muchos casos nada tiene que ver con la selección sexual. El grado en que la selección sexual de Darwin cae bajo el epígrafe de "mero éxito reproductivo" sólo podrá determinarse después de una completa reconsideración de su material.

¿La selección es destructora o creadora?

En los días en que todavía se combatía vigorosamente la validez del "darwinismo" la cuestión crucial era si la selección es o no "creadora". Si el cambio evolutivo se debiera a la brusca aparición de tipos enteramente nuevos, la única función posible de la selección sería una aceptación o una repudiación *a posteriori*. Análogamente, pensando en los términos mendelianos primitivos, si hubiera que considerar las mutaciones como los principales actores de la escena evolutiva, tendríamos que recurrir poco a la selección. Mientras se defina la selección tipológicamente, como algo que elimina todas las desviaciones del tipo o "todo lo inferior", debemos atribuirle un papel puramente destructivo. Quien piense tipológicamente, necesariamente responde a la cuestión ¿puede la selección ser creadora? con un rotundo ¡no!

Una interpretación distinta del proceso de la selección conduce a la respuesta contraria. ¿Un escultor no es un creador aunque elimine fragmentos de mármol? En cuanto la selección se define como reproducción diferencial sus aspectos creadores se hacen evidentes. Los caracteres son el producto del desarrollo de una compleja interacción de genes y la selección es lo que "supervisa" lo que llevan a cabo juntos estos genes, por lo que está justificado afirmar que la selección crea combinaciones de nuevos genes superiores. Este punto de vista ha sido presentado con gran competencia por Muller (1929), Simpson (1947), Fisher (1954), Dobzhansky (1954), Lerner (1959) y virtualmente por todo autor reciente familiarizado con los nuevos descubrimientos de la genética de poblaciones. Simpson da una descripción muy pertinente del modo paciente por el que la selección natural consigue reunir combinaciones favorables de genes:

> El modo de trabajar la selección como proceso creador puede explicarse del mejor modo por una analogía muy simplificadora. Supongamos que de un gran conjunto de todas las letras del alfabeto mezcladas con igual abundancia, intentamos sacar simultáneamente las letras *c*, *a*, *n* con el fin de conseguir una combinación que nos proponemos: la palabra "can". Sacando tres letras a la vez y desechándolas si no forman la combinación conveniente tendríamos muy poca probabilidad de conseguir nuestro propósito. Podríamos consumir días, semanas e incluso años antes de realizar el propósito. El número de combinaciones posibles de las tres letras es muy grande y sólo una conviene a nuestro propósito. De hecho, podría no tenerse éxito nunca porque podríamos sacar todas las ces, as y enes en combinaciones equivocadas y haberlas desechado sin conseguir reunirlas. Pero supongamos ahora que cada vez que sacamos una *c*, una *a*, una *n* en una combinación errónea devolvemos las letras deseadas al conjunto de letras y desechamos las restantes; tenemos seguridad de conseguir nuestro resultado y las probabilidades de conseguirlo han aumentado mucho. En el peor de los casos llegaría un momento en que tendríamos en el conjunto ces, as y enes, pero probablemente la combinación se habría logrado mucho antes. Supongamos ahora que, además de devolver las ces, as y enes a la mezcla y descartar las restantes letras se nos permite unir dos cualquiera de las letras deseadas que hayamos podido retirar a la vez. Tendremos, en poco tiempo en la mezcla un gran número de combinaciones empalmadas de *ca*, *cn* y *an* además de gran número de enes, as y ces para completarlas si las sacáramos de nuevo. Nuestras probabilidades de obtener rápidamente el resultado deseado aumentan aún más y por estos procesos, de hecho, habéis "engendrado un alto grado de improbabilidad"; habéis hecho probable lograr rápidamente la combinación *can*, que tan improbable era al principio. Además, habéis creado algo. No habéis creado las letras *c*, *a* y *n*, sino la palabra "*can*", que no existía cuando comenzasteis.

La validez de esta analogía resulta particularmente evidente cuando se aplica a caracteres poligénicos. Todo gene se acumulará en una población que contribuya al fenotipo favorecido.

La selección natural establece patrones duros y constituye un tamiz por donde sólo pasa una minoría. No hay nada accidental ni nada ciego en su resultado. Desde que significa reproducción diferencial, es algo que somete a prueba a un cigote una y otra vez hasta el final de su ciclo reproductivo, en momentos buenos y en momentos malos. La teoría de la selección natural escapa a la debilidad fatal de todas las teorías vitalistas cuyos factores de "perfeccionamientos del tipo" llevan al tipo a callejones sin salida, siempre que cambie el medio. Por otra parte, la selección natural es siempre sumamente oportunista y, seleccionando simultáneamente para la conservación de la variabilidad genética, está dispuesta en cada generación a saltar hacia nuevas direcciones.

Azar y accidente

La selección es el más importante de los factores que inducen cambios evolutivos por afectar a la frecuencia de genes en las poblaciones. Sin

embargo, no es el único factor como se señaló claramente ya al comienzo de la historia de la investigación de la evolución. Entre los otros factores posibles hay uno, el azar, de cuyo significado se ha discutido mucho. Permítaseme ilustrar con un solo ejemplo la importancia del azar. El varón produce muchos miles de millones de gametos durante su vida y la mujer muchos centenares durante la suya. Sin embargo, una pareja humana puede producir, en el mejor de los casos una veintena de niños. Es en gran parte cuestión de azar cuál de los incontables gametos formarán los pocos cigotes con éxito. Como virtualmente todos los gametos difieren entre sí genéticamente, debido al número casi ilimitado de posibles combinaciones de los genes parentales, es evidente que el acaso desempeña un papel importante en determinar la constitución genética de la generación F_1 procedente de una serie de padres. El azar afecta cada etapa del ciclo de vida de un individuo. La mutación está en gran parte gobernada por azar. Así lo está el entrecruzamiento y la distribución de los cromosomas durante la meiosis. El éxito de los gametos es, en gran parte, cuestión de azar como lo es la diferencia de constitución genética de los dos gametos que forman un nuevo cigote. R. A. Fisher (1923) ha mencionado accidentes de desmuestre y Chetverikov (1926) y particularmente Sewall Wright (1931b, 1951a, 1960) han calculado sus posibles efectos al combinarse con otros factores como son la presión de mutación, el tamaño de la población, los valores selectivos de los respectivos genes, etc. Sewall Wright ha mostrado que de dos aleles de una población, uno pudiera perderse enteramente en ciertas circunstancias calculables y el otro alcanzar una frecuencia del 100 por ciento, y ha denominado este suceso "fijación al azar".

Definición de corrimiento genético

En lugar de restringirlo a términos rígidamente definibles, como "fijación fortuita" la literatura sobre acontecimientos fortuitos en la evolución ha empleado, cada vez más, términos tan vagos como "corrimiento genético" con el cual cada autor parece significar un fenómeno genético distinto. Si se limitaran al término de fijación fortuita, podría probarse bastante fácilmente que el corrimiento genético carece de todo significado evolutivo; si se define como corrimiento genético todo cambio en las frecuencias de genes, como recientemente hace Wright (1955), se podría demostrar convincentemente que toda evolución se debe a corrimiento genético. Dobzhansky (1951) toma una posición intermedia y define el corrimiento genético como "fluctuaciones fortuitas en las frecuencias de genes en poblaciones efectivamente pequeñas" (pág. 156). Me parece que el término "corrimiento" se ha desacreditado bastante por su aplicación a fenómenos totalmente diferentes y por lo demás, inexplicables. Durante

el período de 1935 a 1955 estuvo de moda remitir cambios evolutivos enigmáticos al "corrimiento" o al "efecto de Sewall Wright" del mismo modo que en la precedente generación de evolucionistas se habían explicado cambios similares por la "mutación". ¡La aplicación de un término técnico como "mutación" o "corrimiento" a un fenómeno inexplicado ejerce un peculiar efecto aliviador sobre la mente humana! Entre los numerosos usos inapropiados del "corrimiento" como "explicación" de los fenómenos evolutivos, ninguno tan traído por los pelos como su aplicación a interpretar lagunas en el registro fósil. Pero explicar saltos por corrimiento no es mejor en nada que hacerlo por macromutaciones o por creación.

Estos excesos son muy de sentir ya que los fenómenos fortuitos merecen una evaluación profunda y objetiva, considerando su enorme frecuencia en las poblaciones naturales. El primer autor moderno que atribuye diferencias entre poblaciones al acaso, parece haber sido Gulick (1873, 1894, 1905) en su esfuerzo para explicar los caracteres de los caracoles *Achatinella* en diferentes valles de Oahu, islas Hawai. Lloyd (1912) opinaba que al azar se deben las diferencias entre poblaciones de ratas en diferentes casas de la India. Los Hagedoorn (1921), elaborando un primer estudio (1917), dieron gran peso al papel del acaso en el proceso evolutivo por lo que Fisher (1922:328) designó la supervivencia por azar como "efecto de Hagedoorn".

Es evidente que las frecuencias de genes se afectan por factores fortuitos y ningún autor lo pone en duda. Lo que se discute es la importancia evolutiva de tales fluctuaciones fortuitas de genes en poblaciones locales. A medida que la etiqueta "corrimiento genético" se aplica con más frecuencia por diversos autores a cambios evolutivos tanto más importante resulta determinar exactamente lo que es el corrimiento genético y como evaluar su importancia. Me parece que no hay ninguna esperanza de un análisis real del concepto "corrimiento" hasta que no intentemos clasificar el número extraordinariamente diverso de fenómenos que se han registrado bajo ese nombre. Una revisión preliminar indica que hay al menos cinco de tales categorías, algunas muy distintas entre sí y otras que parcialmente se superponen. La ambigüedad equívoca de la terminología ha sido la causa de gran parte de la controversia reciente sobre el corrimiento.

1) *Fluctuaciones fortuitas que conducen a fijación.* Los accidentes de desmuestre se producen universalmente en poblaciones naturales. El significado evolutivo de tales fluctuaciones al azar depende de lo que contribuyan a la adaptación los genes implicados, y del tamaño de la población real, de su aislamiento y de su permanencia. Las mejores pruebas proceden del estudio de poblaciones humanas. Birdsell (1950) encuentra sorprendentes diferencias de genes entre tribus australianas vecinas que viven en medios esencialmente idénticos. Por sugerentes que sean estas

pruebas el hecho admite también otras interpretaciones, puesto que cada tribu ha tenido una historia algo distinta y ha estado sometida a mezclas algo diferentes. A esta posible objeción puede responderse comparando la frecuencia de genes en una población religiosa aislada con el resto de la población que vive en el mismo medio. Se dispone de dos de tales estudios. Glass y col. (1952), estudiaron los dunkers de Pensilvania, secta religiosa aislada (ínsula) de ascendencia alemana, en la que sólo venía de fuera un 10 a un 15 por ciento de los individuos que se casan en cada generación. En ausencia del corrimiento, las frecuencias de genes aislados en los dunker debería estar entre las de los Estados Unidos y las del país de origen (Renania). Sin embargo en varios de los siete caracteres investigados existía una acusada desviación pronunciada de ambas poblaciones. La frecuencia del grupo sanguíneo A se esperaba que estuviera entre 39,5 y 44,6 por ciento, pero había subido a 59,3 por ciento. El gene B casi había desaparecido de la población. Los grupos sanguíneos M y N casi tienen la misma frecuencia en Renania y en Estados Unidos, sin embargo en los dunker el tipo M había subido del 30 por ciento esperado a un 44,5 por ciento, en tanto que el tipo N había disminuido desde un 20 por ciento a un 13,5 por ciento. Otras varias características (por ejemplo, el vello en los dedos, la forma de los lóbulos de la oreja) también diferían notablemente de las frecuencias registradas para la población blanca americana.

Una desviación todavía más notoria de la población americana vecina la observó Steinberg (manuscrito) en los hutteritas. Son una secta religiosa que en tiempos emigró desde Alemania a Rusia y de allí, hacia 1880, a Norteamérica donde hoy constituyen una serie de colonias en los Dakotas, Montana, y partes adyacentes de Canadá. El grupo sanguíneo O se encuentra en un 29 por ciento de los individuos investigados en comparación con más del 40 por ciento en la mayoría de las poblaciones europeas y americanas. El grupo sanguíneo A tiene una frecuencia de, aproximadamente, el 43 por ciento, muy por encima del 30-40 por ciento normal de las poblaciones europeas y americanas. El grupo sanguíneo B ha bajado de frecuencia y ha desaparecido por completo en dos de las colonias. Todavía más importante es la diferencia entre varias colonias de hutteritas, aunque todas ellas proceden de fundadores íntimamente emparentados. Por ejemplo. los genes del grupo A varían desde un 32 por ciento (colonia 85) al 52 por ciento (colonia 80). Entre los genes Rh, R^1 varía desde el 27 por ciento al 68 por ciento, R^2 desde el 4 por ciento al 32 por ciento, *r* desde el 27 por ciento al 64 por ciento, para citar sólo unos cuantos ejemplos (según Steinberg, manuscrito). Tiene interés que muchas desviaciones se produzcan en la misma dirección y tengan casi la misma magnitud que las encontradas por Glass en los dunkers. Las frecuencias MN en todas menos una de las colonias difieren de casi todas las poblaciones blancas conocidas pero concuerdan estrechamente con la de los dunkers. Los datos del grupo sanguíneo Kell difieren, en cuanto sé, de los de toda población humana conocida. La frecuencia del gene K es nula en los negros, mongoles e indonesios y varía entre 2 y 6 por ciento en todas las poblaciones blancas conocidas. En 6 colonias de hutteritas es de 13, 20, 21, 22, 23 y 34 (21,2) por ciento (Steinberg inédito). La existencia de acasos de desmuestre en estas poblaciones humanas aisladas es difícil de poner en duda, sin negar sin embargo que la selección pueda haber contribuido a alguno de los desplazamientos en frecuencia de genes (véase luego).

Debemos ahora plantearnos una pregunta más precisa: ¿"La fijación de genes debida al azar gamético es circunstancialmente responsable de cambios duraderos de importancia evolutiva"? Los que en el pasado han contestado a esta pregunta de modo afirmativo (la mayoría de ellos no genetistas) han tendido a hacer uno de estos tres supuestos *a*) que se puede determinar el valor selectivo de los genes basándose en el fenotipo visible, *b*) que hay genes que son esencial o efectivamente neutros y *c*) que el valor selectivo del gene es absoluto cualquiera que sea el fondo genético. Pueden elevarse objeciones válidas a cada uno de estos postulados (por ejemplo véase Cain, 1951a,b). Es evidente, según cálculos de Wright, que hay tres factores que contribuyen con mayor eficacia que los demás a la posibilidad de la fijación. Estos factores son la pequeñez de la población, el grado de aislamiento, y la neutralidad selectiva del alele indicado. Completamente aisladas, las poblaciones pequeñas constituyen un tipo muy especial de poblaciones, las poblaciones insulares que estudiaremos aparte (Capítulo XVII). Wright (1951b) ha destacado correctamente que las "fluctuaciones en frecuencias de genes en comunidades pequeñas, completamente aisladas, rara vez o nunca contribuyen al progreso evolutivo, sino simplemente a una diferenciación trivial o, en casos extremos, a degeneración y extinción". Muy pertinente para nuestro problema es la cuestión de la existencia de genes neutros o casi neutros.

El orden de magnitud de la diferencia selectiva entre aleles que coexisten en una población se determina con dificultad. Es evidente que una diferencia de valor selectivo entre dos aleles que ascienda, por ejemplo, a un 5 por ciento o menos, será difícil de demostrar en vista de la variación no genética y de los errores experimentales. Sin embargo, tentativas recientes de determinar diferencias en los valores selectivos de aleles que se encuentran en poblaciones salvajes rinden con frecuencia valores hasta de un 10, un 30, o incluso un 70 por ciento. Por razones fisiológicas es imposible que existan genes enteramente neutros. Todo gene elabora un "producto de gene" una sustancia química que penetra en la corriente del desarrollo. No parece realista suponer que la naturaleza de la sustancia química particular (enzima u otro producto) pueda carecer de todo efecto sobre la adaptación del fenotipo final. Un gene puede ser selectivamente neutro cuando se sitúe sobre un determinado fondo genético y en un de-

terminado ambiente provisional, físico y biótico. Sin embargo el fondo genético como el ambiente cambia continuamente en las poblaciones naturales, por lo que considero muy improbable que ningún gene permanezca selectivamente neutro durante mucho tiempo.

Debo repetir una vez más (véase Capítulo VII) que un gene no es selectivamente neutro por el mero hecho de que no parezca hacer una aportación adaptativa al fenotipo visible. Los estudios de casos de polimorfismo equilibrado muestran una y otra vez que un gene con una manifestación visible muy poco importante (por ejemplo, la pigmentación de la cubierta de los testículos en una polilla de la harina; Caspari, 1950) puede tener profundos efectos sobre la viabilidad. Las pretensiones de Gulick y otros naturalistas de que ciertas diferencias fenotípicas entre poblaciones naturales se deben "evidentemente" a acasos de desmuestre no se han probado y se basan en una confusión entre gene y carácter, entre genotipo y fenotipo.

La neutralidad selectiva puede excluirse casi automáticamente siempre que se encuentren clinos de polimorfismo o de carácter en poblaciones naturales. Esta clave se ha usado para predecir la importancia significativa (previamente combatida) de la pauta de distribución de las ordenaciones de genes en *Drosophila pseudoobscura* (Mayr, 1945) y de los grupos sanguíneos humanos (Ford, 1945). Virtualmente, todo caso atribuido en el pasado a corrimiento genético por errores de desmuestre ha vuelto a interpretarse recientemente en términos de presiones de selección. Elton (1930), por ejemplo, creía que el descenso gradual de la frecuencia relativa de la zorra plateada se debía a corrimiento. Actualmente hay numerosas señales de que está implicada la selección, como son la mejoría simultánea del clima y la enorme extensión de la zona en que se ha producido el descenso (el azar habría causado un fuerte aumento en algunas zonas), la regularidad que está correlacionada con las densidades de población, y el hecho de que genes similares en otros mamíferos, por ejemplo el gene negro en el hamster, se sepa que tienen grandes valores selectivos. La distribución fortuita de las flores blancas y azules en *Linanthus parryae* en el desierto de Mojave se interpretó como prueba de desplazamiento por Epling y Dobzhansky (1942). Sin embargo Wright (1943b) mostró, por un análisis de varianza, que estaban implicadas presiones sistemáticas. La estabilidad de la pauta de distribución durante los últimos 20 años (Epling, Lewis y Ball, 1960) indica también la presencia de factores selectivos muy localizados aunque no se sepa aún, si consisten en propiedades químicas o físicas del suelo, o si dependen del nivel del agua subterránea, de la orientación, o si de algún factor biótico desconocido. Hartmann (1953) atribuyó la presencia de razas melánicas de lagartos *(Lacerta)* en islotes del Mediterráneo a corrimiento. Sin embargo Kramer me comunica por carta que todas las razas melánicas se encuentran en islas de un solo tipo, a

saber pequeñas y rocosas y que, siempre que se forman razas endémicas en tales islas, la tendencia era invariablemente hacia el depósito de más pigmento. Si se implicaran fluctuaciones fortuitas, casi la mitad de estas razas habrían resultado más pálidas y sólo la mitad más oscuras que las razas de las grandes islas adyacentes. El color negro ayuda a los lagartos a conservar el calor durante las estaciones frías y de madrugada. No se producen razas negras en islas semejantes de regiones donde el calor sea constante (como en el Mar Rojo) (Mertens, 1952). El color negro tiene una base poligénica y las islas más antiguas, entre las del mismo tamaño, tienden a tener las razas más negras.

Uno de los casos clásicos de variación que se ha atribuido con frecuencia al corrimiento es la variación de las pautas de color en los caracoles con bandas *Cepaea nemoralis* y *C. hortensis.* Estos caracoles son inusitadamente polimórficos, con el color básico amarillo, rosado, pardo y con diversos dibujos de bandas que van desde los que carecen de ellas hasta los que poseen cinco bandas con un número de bandas intermedias en diversas combinaciones. Ahora se sabe que estas diferencias fenotípicas tienen un significado selectivo mensurable sobre diversos sustratos (Cain y Sheppard, 1950) y que los genotipos que producen las distintas pautas de color tienen diversas propiedades fisiológicas crípticas (Schnetter, 1951; Sedlmair, 1956; Lamotte, 1959) que afectan diferencialmente la viabilidad en distintas condiciones microclimáticas. Lamotte (1952) atribuye a corrimiento el hecho de que las diferencias entre colonias pequeñas sean mayores que las diferencias entre colonias mayores. Basa esta conclusión en el supuesto de que "si las frecuencias de genes estuvieran en todos los casos rigurosamente determinadas por el juego recíproco de fuerzas selectivas, su distribución sería independiente del número de individuos de las colonias". Este supuesto ignora varios hechos. Las pequeñas colonias ocupan, por término medio, habitats más uniformes. Además, los efectos de la selección aparecen de modo más inmediato debido a la disminución de heterocigotes en las colonias pequeñas. Las diferencias en la canti-

TABLA VIII-3. *Temperatura y polimorfismo de* Cepaea nemoralis *en diferentes distritos de Francia*

(según Lamotte, 1959)

Temperatura media de julio (°C)	16-18	18-19	19-20	20-21	21
Frecuencia media sin bandas (tanto %)	22	24	26	29	30
Temperatura media de enero (°C)	4	4-2	2-0	0	
Frecuencia media de amarillos (tanto %)	57,9	61,0	73,4	78.8	

dad de variación de las colonias pequeñas y grandes puede atribuirse, en parte, a la selección. Esto no contradice la probabilidad de que muchas colonias se hayan originado por un solo individuo fecundado (Mayr, 1942: 32) y pueden también demostrar el principio del fundador (véase luego).

Todas las investigaciones recientes indican numerosas diferencias entre genotipos de *Cepaea* con respecto a varios componentes de la adaptación. Los caracoles amarillos sin bandas resisten más al calor y al frío que los que poseen bandas. Existe una correlación climática positiva, en Francia, entre la frecuencia de los caracoles sin banda y la elevación de temperaturas de julio, y entre las frecuencias de caracoles amarillos y la disminución de temperaturas de enero (Lamotte, 1959; Tabla VIII-3). De Ruiter (1958) observó que los caracoles de cinco bandas ponen casi dos veces más huevos al año en el laboratorio que los caracoles sin banda o con una sola banda.

La frecuencia relativa de ciertas pautas de bandas no ha cambiado en algunas zonas locales desde el Pleistoceno a la actualidad, como demostró por primera vez Diver (1929) en el sur de Inglaterra y posteriormente Lamotte (1952) en la comarca al norte de los Pirineos. Esto, así como la constancia de los dibujos de manchas del pez mejicano *Xiphophorus maculatus*, se interpretó erróneamente (Mayr, 1942) como una señal de falta de presión de selección. De hecho, sin duda, tal constancia demuestra una selección estabilizadora puesto que, si no, las fluctuaciones fortuitas de genes neutros se hubieran traducido en un gran cambio en las frecuencias de genes durante el enorme tiempo transcurrido. Una estabilidad de polimorfismo a largo plazo se ha demostrado también en el isópodo *Sphaeroma serratum* (Bocquet y Teissier, 1960).

La distribución de los grupos sanguíneos humanos se ha citado con frecuencia en el pasado como demostración clásica de corrimiento, basándose en la suposición de las autoridades en genética de que tales genes eran selectivamente neutros. Esta interpretación se ha abandonado hoy en gran parte, dado que se han establecido, desde 1953, numerosos efectos sobre la viabilidad de los genes de grupos sanguíneos (principalmente en el sistema ABO). El significado selectivo de los grupos sanguíneos se ha confirmado por el hecho de que sólo una pequeña cantidad de las frecuencias posibles se han materializado entre las razas humanas. (Brues, 1954; Fig. VIII-3). La selección puede haber desempeñado un papel incluso en los cambios encontrados en las ínsulas religiosas antes considerados. Si la población de los dunkers se divide en tres generaciones (Glass, 1956), la frecuencia de LM crece dede 0,55 para la de más edad (más de 56 años) hasta 0,66, a 0,735 para la más joven (3-27 años). Es indudable que tales tendencias continuas pueden producirse también por fluctuaciones fortuitas, pero el hecho de que tengan su paralelo en tendencias similares para los mismos genes en algunas de las colonias de hutteritas refuerza

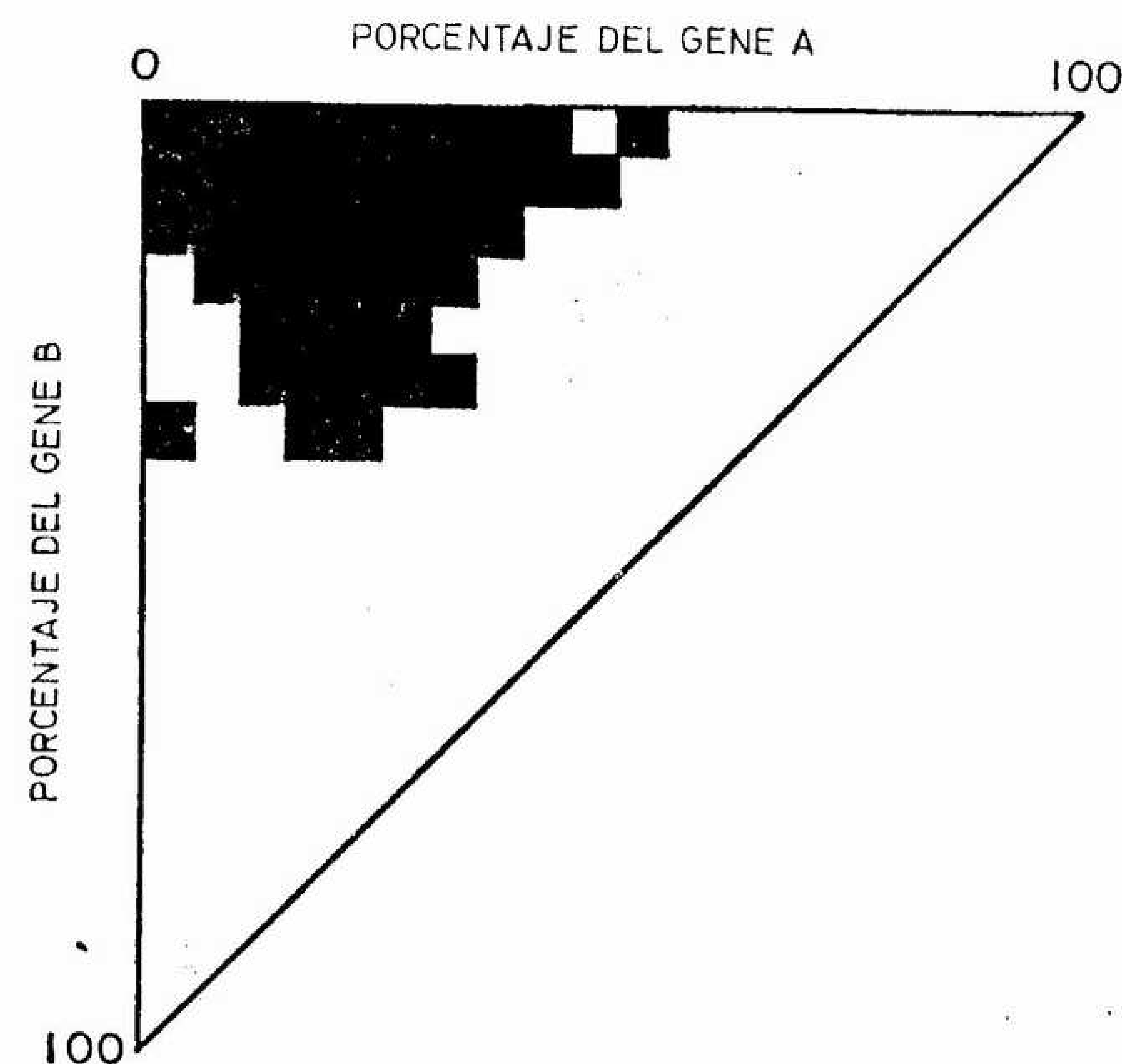


FIG. VIII-3. Frecuencias de los grupos sanguíneos ABO actualmente registrados en varias poblaciones de todo el mundo en relación con el margen posible total. (Según Brues, 1954.)

la opinión en favor de la selección. Es probable que la selección opere intensamente incluso en estas ínsulas pequeñas que están sometidas a errores de desmuestre. Estas ínsulas humanas son más pequeñas y más completamente aisladas que la mayoría de las ínsulas de animales de que tenemos datos. En la mayoría de las poblaciones humanas hay una considerable cantidad de cruzamiento con otras semi-ínsulas (Lasker, 1952).

Ahora que la existencia de errores de desmuestre se ha establecido firmemente por cálculo, observación y experimentación, la cuestión se ha desplazado al significado evolutivo de este fenómeno. Es evidente que el desplazamiento en la frecuencia de un "gene efectivamente neutro" desde, por ejemplo, el 50 al 60 por ciento, difícilmente puede calificarse de acontecimiento con significado evolutivo. Según los cálculos de Wright (1931b, 1951a), es evidente que la fijación completa es la única fluctuación que incuestionablemente tiene "importancia evolutiva". Tal fijación, de hecho, se produce, como sucede en la pérdida del grupo B en algunas colonias de hutteritas o de genes de pauta en colonias de *Cepaea nemoralis*. Sin embargo esto no basta. Tales pequeñas colonias aisladas sólo que-

dan temporalmente apartadas del intercambio libre de genes de la especie. En cuanto entran en contacto con la especie parental se recupera el gene perdido. Por todas estas razones parece probable que la fijación al azar tenga una importancia evolutiva despreciable. Sewall Wright (1949b) ha llegado a una conclusión semejante: "los acasos de desmuestre... pueden ser responsables de diferenciación no adaptativa de pequeñas poblaciones insulares, pero es más probable que conduzcan a una extinción final... que a progreso evolutivo".

2) *Principio del fundador.* Esta expresión (Mayr, 1942:237) designa el establecimiento de una nueva población con pocos fundadores originales (en un caso extremo por una sola hembra fecundada) que porta solamente una pequeña fracción de la variación genética total de la población parental. La población descendiente sólo contiene los genes relativamente escasos que los fundadores aportan consigo hasta que vuelvan a llenarse por ulterior mutación o inmigración.

El principio del fundador es con frecuencia la causa de la uniformidad genética y también fenotípica de colonias animales o de poblaciones aisladas periféricamente y de colonias en masas temporales de agua (Hubendick, 1951), en pocas palabras, de toda población establecida por uno o un escaso número de fundadores. Mientras que en el caso de la fijación al azar hay una pérdida secundaria de la variación que existía inicialmente determinada por el desmuestre fortuito de los gametos, en el caso del principio del fundador hay una pobreza primaria de variabilidad genética debida al carácter fortuito del cigote. El papel evolutivo de tales poblaciones de fundador se discutirá en el Capítulo XVII.

3) *Cambios rápidos en el tamaño de población y desplazamientos concomitantes en las presiones de selección.* Un cambio rápido en el tamaño de población establecerá varios cambios en la presión de selección (Capítulo IX). Durante el período de aumento de tamaño de una población la presión de selección total disminuye y, lo que es más importante, existirá un premio mayor para los aleles que, como heterocigotes, hagan las máximas aportaciones a la viabilidad. Durante un período de rápida disminución de tamaño de población, no sólo existirá una caída brusca de la presión de selección total, sino también un desplazamiento hacia los aleles favorecidos en las condiciones de creciente reproducción dentro de una estirpe. El tamaño efectivo de las poblaciones naturales (grande *vs.* pequeño) tiene tal vez menos consecuencias evolutivas que los cambios drásticos bruscos en el tamaño de población. Los cambios rápidos que se verifican en poblaciones aisladas pequeñas inmediatamente después de establecerse, pueden dar lugar (debido a desplazamientos en la presión de selección y a la integración de nuevos complejos de genes), a diferencias enérgicas que imiten la fijación al azar y que se consideren con frecuencia como ésta. Las consecuencias evolutivas de estos desplazamientos bruscos en la presión de selección se discutirán en el Capítulo XVII.

4) *Efectos correlacionados de selección críptica.* Varias tendencias evolutivas se han atribuido equivocadamente en la reciente literatura paleontológica a "corrimiento genético lento". Este epígrafe se suele aplicar a cambios filogenéticos lentos en un carácter fenotípico para el que no se ha establecido ninguna interpretación selectiva. Esta interpretación confunde los niveles del genotipo y del fenotipo. Hay todas las razones para creer que un cambio lento pero continuo del fenotipo en el tiempo geológico es la respuesta correlacionada de una presión de selección sistemática sobre el genotipo. Esto no es un corrimiento. La existencia de tales efectos correlacionados, conocidos antes de Darwin, se ha podido interpretar por el estudio de la acción pleiótropa del gene. Además, en algunos de los casos citados no se ha demostrado inequívocamente que el carácter fenotípico mismo carezca de importancia selectiva.

5) *Equivalencia selectiva de los genotipos.* Quizá la máxima fuente de azar e indeterminación en la evolución sea la igualdad selectiva de genotipos. Como los fenotipos son el producto de la interacción y colaboración de muchos genes, sucede con frecuencia que las diferentes dotaciones de genes pueden producir fenotipos que reaccionen de idéntico modo a una presión de selección dada. Se han sugerido varios modelos para ayudar a imaginarse la equivalencia fenotípica de diferentes genotipos. Wright (1956) ha estudiado especialmente tales modelos y ha discutido sus consecuencias evolutivas. Cuando cuatro genes dominantes afectan a un mismo carácter selectivamente importante, los genotipos que se verán favorecidos en una población dada dependen de la interacción de estos cuatro genes, de su favorable o desfavorable efecto sobre otros caracteres, y finalmente de su interacción con el fondo genotipo residual. Puede existir un óptimo, por ejemplo, para los genotipos que sólo contienen dos dominantes; es decir, ABcd, AbCd, AbcD, aBCd, aBcD y abCD. En otro modelo una cima puede ser ABCD y otra de igual valor selectivo abcd, y ser inferiores los genotipos más heterocigóticos. Estos modelos sencillos no hacen sino iniciar la descripción de la complejidad de la relación verdadera entre genotipo y fenotipo. El análisis genético de ciertos caracteres (por ejemplo, pseudotumores en *Drosophila*; Barigozzi, 1957) se dificulta porque muy diferentes genotipos producen fenotipos idénticos. Es evidente que el azar puede desempeñar un papel considerable en la determinación de cuál de los varios genotipos equivalentes sea el que alcance la máxima frecuencia en una población y esté disponible para interactuar con desplazamientos del fondo genético residual y con el medio cambiante. Me parece, y también lo ha destacado Wright, que esta determinación de los aspectos selectivos de la recombinación de genotipos es lo que introduce el máximo elemento de azar en la evolución. La ver-

dad de esta afirmación se ha confirmado abundantemente en recientes experimentos de selección. La variación en la respuesta se encuentra casi en todos los casos en que varias poblaciones hijas de una sola población parental se vean expuestas a idéntica presión de selección. La inseguridad producida por la indeterminación de la recombinación genética y por la equivalencia fenotípica de diferentes genotipos es el más importante factor de azar en la evolución.

Fenómenos al azar y corrimiento genético

Parece ahora que al menos cinco fenómenos diferentes se han incluido por varios autores bajo el epígrafe "corrimiento genético" ("genetic drift"). Algunos son esencialmente fenómenos selectivos, otros incluyen un componente al azar. Aplicar el término "corrimiento" a fluctuaciones fortuitas sin dirección no es afortunado, ya que en el lenguaje diario habitualmente utilizamos el término "corrimiento" para movimientos pasivos más o menos unidireccionales. Así se habla del corrimiento de un iceberg o del corrimiento de las nubes. La indeterminación del desmuestre de genes por recombinación y por el principio del fundador es precisamente opuesto a lo que coloquialmente entendemos por "corrimiento".

Resulta ahora evidente que el término "corrimiento" está mal elegido y que prácticamente todos los casos registrados en la literatura como "cambio evolutivo debido a corrimiento genético" deben interpretarse en términos de selección (véase antes). Los fenómenos al azar, como la recombinación (con equivalencias selectivas de diferentes genotipos) y el principio del fundador introduce un considerable grado de indeterminación en la evolución. Puede temporalmente sobrepasar a la selección en poblaciones completamente aisladas y, al menos inicialmente, pequeñas. La importancia de tales poblaciones para la asociación y la evolución final resulta bastante oscura (véase Capítulo XVII). De momento me parece que se pondría claridad en las discusiones evolutivas si los autores refrenasen su evocación del "corrimiento genético" como causa de evolución.

Interacción entre azar y selección

El efecto del azar sobre la variación genética es ambivalente. Por una parte, puede hacer que se vacíe la variación genética por fijación fortuita. Por otra parte, contrarrestando la selección, puede demorar la eliminación de genes temporalmente perjudiciales. Ciertamente exalta el aspecto indeterminado de la evolución. En consecuencia, sería totalmente erróneo decir que el azar dirige el curso de la selección. Ni que el azar provoca "corrimiento" en el sentido de un movimiento constante en una dirección. Por el contrario, el azar no tiene ninguna influencia sobre la dirección de la

evolución; es lo que la "agita" a frecuentes intervalos y puede circunstancialmente causar un salto hacia otra ruta.

Recordemos que el cambio evolutivo es un proceso de dos factores. Una etapa consiste en la generación de variación genética. En este nivel el azar reina como poder supremo. La segunda etapa concierne a la elección de los genotipos que producirá la siguiente generación. El rey supremo de este nivel es la selección natural y el azar desempeña un papel mucho menos importante (aunque no totalmente despreciable). El azar causa desorden, la selección orden. El azar está desorientado, la selección está dirigida (incluyendo la selección estabilizadora). El azar es con frecuencia destructor, la selección es con frecuencia creadora. Sin embargo tanto el azar como la selección son fenómenos estadísticos, lo que les permite, no sólo coexistir, sino, pudiéramos decir, colaborar armónicamente.

Capítulo IX

ALMACENAMIENTO Y PROTECCIÓN DE LA VARIACIÓN GENÉTICA

Clasificando todos los genes y nuevas mutaciones como, decididamente, o superiores o inferiores, la teoría clásica de la genética dio por descontado que las mutaciones superiores se incorporarían al genotipo de la especie mientras que las inferiores se eliminarían. Como resultado se mantendría la uniformidad de la especie y la variación genética se reduciría a un mínimo. La selección natural procuraría siempre que se conservara la pureza genética de la especie. Sin embargo, los estudios de la variación genética de las poblaciones naturales plantean dudas respecto a este aserto: no sólo las poblaciones naturales contienen una reserva de variación genética (Dobzhansky, 1959a) más rica de lo que cabría esperar basándose en la teoría clásica, sino que también se han descubierto numerosos dispositivos que protegen la variación contra los incesantes saqueos de la selección natural. En este capítulo se van a discutir los mecanismos conocidos de almacenamiento y protección de la variación genética en las poblaciones naturales.

La contradicción entre la eficacia postulada de la selección natural y la variación genética observada ha preocupado a los evolucionistas desde Darwin y los primeros genéticos. Hoy sabemos que es errónea su respuesta al enigma: continuada producción alta de novedades genéticas. Sólo una pequeña fracción de la variación genética observada de las poblaciones es el resultado inmediato de nuevas mutaciones. De hecho, la mayoría de la variación se debe a la liberación de variación desde un depósito donde está más o menos protegida contra la selección natural. El problema, pues, que se nos plantea es responder a lo siguiente: ¿qué dispositivos permiten este almacenamiento y qué volumen de reserva de variación puede mantener una población? Han intentado responder a estas cuestiones Haldane (1954, 1957), Lerner (1954), Dobzhansky (1955b, 1959a), Crow (1955), Wright (1960) y otros. La importancia relativa de algunos de estos factores ha sido calculada por Dempster (1955) y Kimura (1955)

que pueden ser consultados para los aspectos matemáticos de las fuerzas que interactúan. En mi exposición me concentraré sobre los aspectos que tienen interés especial para los zoólogos y los naturalistas generales.

En su estudio de los factores responsables de la variación genética de poblaciones, Haldane (1954) enumera diez. Otros autores han mencionado algunos más. Sin embargo todos pueden comprenderse en tres categorías principales.

1) *Dispositivos citofisiológicos o de desarrollo,* que contrarrestan la selección combinando los efectos de un gene sobre el fenotipo con los de otros genes, de modo que los diferentes genotipos en que puede participar un gene dado poseen valores selectivos distintos. Hay cinco o seis de estos dispositivos como son, recesividad, modificación de la penetrancia, heterosis, ligamiento y epistasis.

2) *Dispositivos ecológicos,* que consisten en la diversidad en espacio y tiempo del medio, que con frecuencia dan lugar a una neutralización de presiones de selección opuestas y por ello disminuyen la efectividad de la selección.

Estos diversos dispositivos se resumen en la Tabla IX-4, pág. 269.

3) *Regulación del tamaño del acervo de genes,* esto es, aumento o disminución de la cantidad de hibridación.

La existencia, importancia relativa y funcionamiento de los dispositivos citofisiológicos y ecológicos se van a considerar en este capítulo. El control del cruzamiento con otras poblaciones que afecta la estructura fundamental de la especie se tratará en el Capítulo XIV.

Dispositivos citofisiológicos y de desarrollo

El fenotipo es el punto de ataque de la selección natural. En consecuencia, todo proceso de desarrollo que disminuya la expresión fenotípica de genes que pudieran ser, por otra parte, perjudiciales, protegerá a estos genes de la selección, al menos hasta que se produzcan cambios en el medio que favorezcan el valor selectivo de estos genes. Hay muchos aspectos de la relación entre genotipo y fenotipo. Por ejemplo, el componente hereditario de muchos caracteres es muy bajo como se ha establecido por los criadores de animales (Fig. IX-1). Una equivalencia selectiva de los diferentes genotipos (*aB* y *Ba*, o *AB* y *ab*) es otro fenómeno que favorece, al menos temporalmente, el mantenimiento de la variación genética frente a la selección. La diploidia y la organización del material genético dentro de cromosomas facilita varias oportunidades para disminuir la exposición de los genes a la selección. Consideremos algunas de ellas.

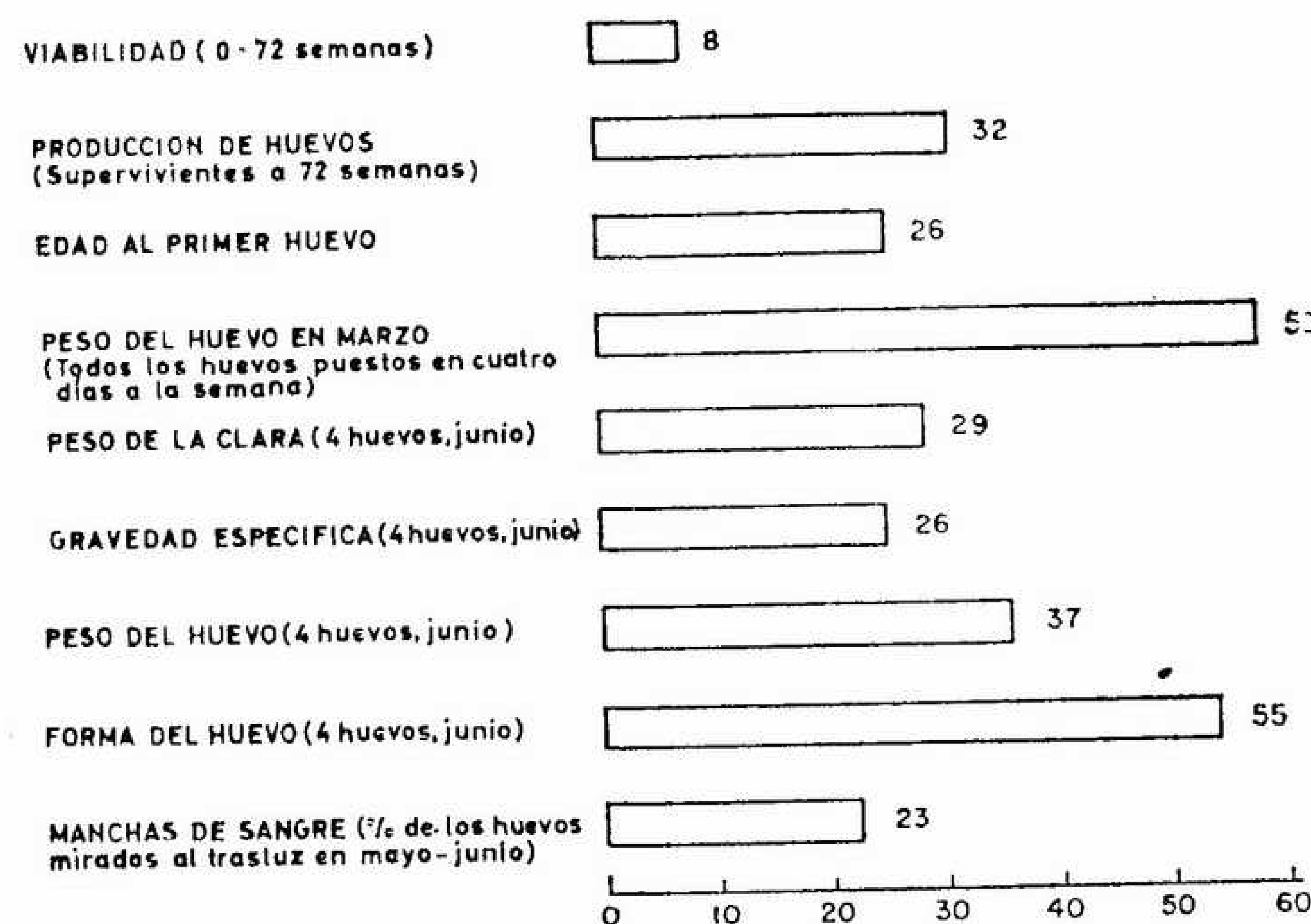


FIG. IX-1. Grado aproximado de heredabilidad (por ciento) de variación de nueve caracteres fenotípicos en un grupo de gallinas de Leghorn. (Según Dickerson, 1955.)

Recesividad completa

Cuanto menos afecte un gene al fenotipo, menos expuesto estará a selección y más lentamente se eliminará de la población. El alele completamente recesivo está totalmente protegido en tanto esté como heterocigote. La teoría fisiológica de la recesividad completa se basa en el supuesto de que en la mayoría de los loci una sola dosis basta para la expresión fenotípica normal del gene. Según la teoría clásica de la genética, el genotipo heterocigote *Aa* y el genotipo dominante homocigote *AA* tendrán idénticas posibilidades fenotípicas. La presencia del gene recesivo *a* en el heterocigote quedará completamente oculta y el gene *a* en heterocigosis escapará a todos los ataques por selección natural aunque sea muy inferior al *A*. Tal gene inferior estará expuesto a selección sólo cuando se haga homocigote (*aa*) por recombinación. La frecuencia de un alele recesivo completo en una población está, pues, determinada por el equilibrio entre su velocidad de mutación y su eliminación en condición de homocigosis. Durante largo tiempo la mayoría de la variación genética en poblaciones naturales se atribuyó a la sagregación (al aparecer en homocigotes) de recesivos previamente ocultos.

Diversos descubrimientos en años recientes han socavado la creencia en aleles completamente recesivos. Cada gene produce un producto de gene y no hay razón para que el producto del gene *a* no haya de tener un

efecto sobre el heterocigote *Aa*. Se ha demostrado que existe una diferencia entre homocigotes y heterocigotes, aunque no sea visible, por cromatografía en papel (Hadorn, 1951) por inmunoquímica y comparando las viabilidades de homocigotes y heterocigotes. La diferencia en la adaptación entre un heterocigote y el homocigote dominante no se manifiesta necesariamente en todos los fondos genéticos o en todos los ambientes, y cuando se da puede producirse tanto en sentido de más como de menos. Las desviaciones en dirección de más (que se traducen de una superioridad de los heterocigotes) se considerará en la sección siguiente. Las desviaciones en dirección de menos con frecuencia se deben a genes incompletamente recesivos que son letales o semiletales en condición de homocigotes. En *Drosophila* tales letales tienen una semidominancia de, aproximadamente, un 4-5 por ciento según algunos estudios, mientras que otros han establecido al menos una disminución del 2,6 por ciento en la viabilidad de los preadultos. Con esta fuerte presión de selección en contra, se eliminarán dentro de 20-50 generaciones a pesar de su clasificación como "recesivos". Pero incluso, aunque fueran completamente recesivos, el nivel de equilibrio entre mutación y eliminación por selección mantendría estos genes en una frecuencia baja. Un gene *a* con una velocidad de mutación de 1 en 50 000 ($u = 0{,}00002$) y una desventaja selectiva del 10 por ciento ($s = 0{,}1$) alcanzaría este equilibrio a la frecuencia de $q = \sqrt{u/s} = 0{,}014$ ó de 1 individuo heterocigote por cada 35. A esta frecuencia se manifestaría en el fenotipo, en 1 de cada 5 000 individuos (como homocigote recesivo). Un gene con una desventaja de sólo el 1 por ciento se produciría en 1 de cada 12 individuos y se manifestaría en 1 de cada 500 individuos. Éstas serían cifras máximas dado que pocos genes son completamente recesivos y la carencia promedia de adaptación de genes perjudiciales probablemente está bastante por encima del 1 por ciento.

La eliminación de recesivos perjudiciales de poblaciones naturales se retarda por la viabilidad del medio en el espacio y el tiempo. Un gene que sea inferior por término medio puede resultar favorable en ciertos momentos o en ciertos subnichos y por ello ganar un respiro temporal. Sin embargo, para impedir la carga con aleles inferiores *(input load)* de la variación genética, la selección debería a su debido tiempo hacer la población homocigote en todos los loci. Podríamos llamar esta parte de la variación almacenada la "variabilidad por aumento de carga". Puede definirse como "la presencia debida a mutación, a inmigración de aleles inferiores en una población y la demora en la eliminación de tales aleles inferiores debido a diversos dispositivos protectores". Ésta es la variación que Muller ha descrito de modo maestro en su ensayo "Our Load of Mutations" (1950a) ("Nuestra carga de mutaciones").

Supresión de la variabilidad fenotípica

La recesividad es sólo uno de los muchos modos de mitigarse la presión de selección por la reducción de la variación fenotípica. Se estaría tentado a considerar la "dominancia" y la "recesividad" como cualidades inherentes de los genes y, de hecho, nuevas mutaciones con frecuencia son, desde el principio mismo, o fuertemente dominantes o recesivas. Fisher (1930), sin embargo, ha señalado correctamente que la selección natural favorecerá todos los genes modificadores que hagan al heterocigote más similar al fenotipo del homocigote superior. Hay muchas pruebas en favor de esta interpretación, en particular en casos de polimorfismo (Sheppard, 1958), aunque parece que factores adicionales afectan el grado de dominancia y de supradominancia.

Sin embargo, la recesividad es sólo uno de los modos por los que un gene puede no llegar a manifestarse en el fenotipo. Incluso aleles dominantes pueden carecer de efectos visibles en el caso de la "penetrancia incompleta". La mayoría de los mutantes homeóticos en *Drosophila*, por ejemplo, poseen escasa penetrancia, a veces ni alcanzan el nivel del 10 por ciento. Una penetrancia incompleta puede tener gran importancia en genética humana y puede demorar mucho el análisis del modo de herencia de importantes condiciones patológicas. Un gene es incompletamente penetrante si no consigue expresarse en el fenotipo cuando se encuentra en ciertos fondos genéticos o cuando el animal vive en ciertos medios. La selección natural estará en favor de los genes del fondo ("supresores") que vuelvan de este modo inocuos a genes perjudiciales (Capítulo X). Estos modificadores de penetrancia son solamente un tipo dentro de una gran clase de genes, todos los cuales contribuyen a impedir desviaciones del fenotipo "normal" de la especie. Cuanto mayor sea el número de tales dispositivos homeostáticos en un acervo de genes tanto mayor es la cantidad de variación genética que puede acumularse en la población en condiciones típicas sin estar expuestos a selección. Tales genes estabilizadores del fenotipo probablemente desempeñan un papel doble. Pueden suprimir variaciones del fenotipo causadas por el medio. Pero también amortiguan contra los efectos de mutación. Su capacidad de canalizar procesos de desarrollo probablemente les da altos valores selectivos.

La sorprendente uniformidad fenotípica de muchas especies, a pesar de la gran variación genética oculta, sugiere que debe haber un alto premio selectivo para la tipificación del fenotipo (Dobzhansky, 1956). La morfología de todos los individuos es esencialmente idéntica en estas especies aunque se produzca, en cada caso, por una combinación diferente de genes y con cada genotipo en posesión de diferentes propiedades fisiológicas. La elevada frecuencia de especies gemelas (Capítulo III) demuestra que los genotipos pueden reconstruirse por entero y que pueden adquirirse nuevos mecanismos aisladores y una ecología enteramente nueva sin que deje un impacto visible sobre la morfología. Lo mismo se demuestra por la abundancia de isoaleles que difieren en su fisiología pero que no afectan al fenotipo visible (Stern y Schaeffer, 1943; Spencer, 1944).

Debemos preguntarnos qué mecanismos permiten la conservación de los fenotipos favorables, a pesar de la extensa reconstrucción del genotipo. Waddington (1942, 1948, 1953a, 1957) ha discutido la naturaleza de esa estabilidad de desarrollo en una serie de comunicaciones. Postula que el genotipo está amortiguado de un modo tal que el desarrollo se "canaliza". Cualquiera que sean los genes del acervo de genes que se reúnan, una serie de rutas de desarrollo garantiza un producto final típico. Esta estabilidad de desarrollo puede competir no sólo con la variación del acervo de genes sino también con la del medio. En tanto que el ambiente varíe dentro de límites "normales", no será capaz de que el fenotipo salte de su ruta de desarrollo normal. El término *canalización* destaca la inevitabilidad de la ruta de desarrollo a pesar de las perturbaciones y obstrucciones de rutas causadas temporalmente por el medio externo y genético. El término *homeostasis de desarrollo* usado por otros autores para el mismo fenómeno destaca el aspecto dinámico dado por los mecanismos homeostáticos que restablecen el desarrollo en su curso normal después de las desviaciones, cualquiera que sea el modo de causarse éstas. En el caso de la canalización se destaca el producto final; en el caso de la homeostasis se destaca el proceso que lo produce (véase también Lewontin, 1957). Los términos "canalización" y "homeostasis de desarrollo" simplemente verbalizan modelos conceptuales. De hecho, nada sabemos, sino bastante indirectamente, de los mecanismos de desarrollo implicados ni de los genes que los regulan. Los problemas genéticos y de desarrollo planteados por la flexibilidad de desarrollo han sido estudiados por Muller, (1950b), Thoday (1953), Lerner (1954), Mather, (1954) y Waddingdon (1957).

La canalización de desarrollo se ilustra de mejor modo por mecanismos de conmutación genética. En este caso un solo gene, como en algunos casos de determinación de sexo o de polimorfismo mimético, puede desviar el desarrollo hacia una ruta muy distinta con interacciones especificadas con otros numerosos genes. Tal gene conmutador, sin duda, no "produce" estos fenotipos extraordinariamente diferentes; meramente determina una ruta de desarrollo, y el fenotipo final es el producto de una gran cantidad de genes diferentes. En algunos casos es posible demostrar las propiedades conmutadoras de un gene transfiriéndolo a un nuevo fondo genético, por ejemplo por hibridación. La canalización es un fenómeno de desarrollo pero no difiere en su genética en otros casos de herencia poligénica. Suponer que cada gene dominante y supradominante, cada isoalele y cada retrorregulación de desarrollo posee sus propios modificadores y poligenes *ad hoc* conduciría a postular un número de genes

muy por encima de los que pueden acomodarse en los cromosomas. La otra alternativa, en la que firmemente creo, es que cada gene sirve de modificador de muchos, si no de la mayor parte de los restantes loci de genes. Toda interferencia con tal sistema conduciría a una reacción en cadena. La multiplicidad de interacciones, incluyendo rutas múltiples, da a tal sistema gran plasticidad y estabilidad.

Superioridad de heterocigotes

Aunque gran parte de la variación genética en poblaciones se debe a esta latencia entre la carga con aleles inferiores de la variación genética de poblaciones y su eliminación por selección natural, hay pruebas de que alguna variación genética se mantiene directamente por selección natural. Podemos llamar a esta porción de la varianza genética "heterocigosidad seleccionada". Varios dispositivos se han encontrado en años recientes que entran dentro de esta categoría, ante todo los que muestran superioridad en los heterocigotes.

En nuestro estudio del polimorfismo (Capítulo VII) nos limitamos a destacar lo extendido que está sin intentar resolver el enigma de su mantenimiento. La solución fue facilitada por Muller (1918) y R. A. Fisher (1922, 1930) que mostraron que los aleles pueden mantenerse en una población con frecuencias altas si la adaptación de los heterocigotes (*Aa*) es superior a la de los dos homocigotes (*AA* o *aa*). Incluso si *aa* fuera considerablemente inferior a *AA* e incluso letal, el gene *a* se retendría en la población, siempre que el heterocigote *Aa* tenga mayor valor selectivo que el homocigote *AA*. La reserva del gene *a* se llenará continuamente por segregación del heterocigote favorecido *Aa*. El polimorfismo mantenido por tal "supradominancia" de los heterocigotes ha sido designado por Ford (1945) *polimorfismo equilibrado.*

La potencia de la supradominancia puede aclararse con un ejemplo. Si un gene *a* es completamente letal como homocigote (*aa*), será, sin embargo retenido en la población con una frecuencia de equilibrio de 0,01 si eleva la adaptación del heterocigote (*Aa*) en 1 por ciento por encima del homocigote (*AA*). Las frecuencias de los genes *A* y *a* alcanzarán el equilibrio, cuando la frecuencia del alele letal haya alcanzado $s/(s+t)$ donde t es el coeficiente de selección del letal y s la del alele no letal.

Entre los primeros autores que demostraron el polimorfismo equilibrado en poblaciones naturales está R. A. Fisher (1939) que calculó que en la langosta *Paratettix* la superioridad selectiva del heterocigote excedía del homocigote, en tres grandes muestras, en 6,6, 10,4 y 14,2 por ciento en cada generación. El primer caso de superioridad selectiva de heterocigotes en una población de laboratorio fue descubierto por L'Héritier y Teissier (1937) para el gene "bar" en *Drosophila melanogaster.* Desde entonces se han encontrado muchos casos similares en *Drosophila* y en otros animales. La heterocigosis a veces está causada por la interacción de un par de aleles de un mismo locus, en otros casos por la interacción de secciones de cromosomas (ordenaciones de genes) que actúan como supergenes. Dobzhansky (1951) y su escuela han hecho una aportación particularmente extensa a nuestra comprensión del modo de trabajar de tal polimorfismo cromosómico equilibrado. Se verifica no sólo en *Drosophila* sino en muchos otros organismos (White, 1954, 1957a; da Cunha, 1955; da Cunha y col., 1959). En la langosta australiana *Moraba scurra* se produce una inversión del polimorfismo en dos cromosomas. La amplia existencia de polimorfismo en colonias muy distintas y muy aisladas de esta especie indica, no sólo la antigüedad del polimorfismo, sino también su fuerte heterosis en vista de los errores de desmuestre en poblaciones, a veces muy pequeñas (White, 1957c). Lo mismo se ha demostrado en poblaciones de laboratorio. De 27 estirpes polimórficas de *Drosophila* mantenidas en un tamaño de población de sólo 20-40 individuos, 24 eran todavía polimorfas después de 130-211 generaciones de transferencias al azar (Levene y Dobzhansky, 1958). De hecho, cada vez resulta más claro que la mayoría de los casos de polimorfismo genuino en poblaciones naturales se mantienen por la superioridad de los heterocigotes, indiferentemente de factores adicionales (como el mosaicismo del medio) que puedan contribuir a la diversidad genética. Casi toda la literatura sobre polimorfismo expuesta en el Capítulo VII, puede incluirse en el polimorfismo equilibrado (Ford, 1945; Dobzhansky, 1951; Huxley, 1955a,b).

El aspecto más sorprendente del polimorfismo equilibrado, para mí al menos, es la magnitud de las diferencias en los valores selectivos de los diferentes genotipos. Casi todas las líneas cruzadas internamente de pollos ensayadas (en las que la selección favorece estrictamente la elevada productividad y así indirectamente la elevada viabilidad) eran polimorfas en el locus B de los genes para el grupo sanguíneo. La ventaja selectiva de los heterocigotes era, pues, tan grande que pudo sobrepasar la tremenda presión en favor de la uniformidad genética (homocigosidad). (Shultz y Briles, 1953; Briles, Allen y Millen, 1957). La cantidad exacta de la superioridad del heterocigote se ha calculado en una serie de casos, por ejemplo, para tres genotipos (*EE, Ee, ee*), que determinan el color del cuerpo en *Drosophila polymorpha.* Los tres genotipos se distinguen fenotípicamente, *EE*, es el más oscuro, *Ee*, el intermedio y *ee*, el más claro. La viabilidad de los tres genotipos en un experimento de laboratorio fue la siguiente. Si la viabilidad del heterocigote *Ee* se toma como 100 por ciento, el homocigote *EE* tiene una viabilidad de sólo el 56 por ciento, en tanto que el homocigote *ee* es semiletal con una viabilidad de sólo el 23 por ciento (da Cunha, 1959, 1953). Asimismo, Gershenson (1945) encontró grandes diferencias de viabilidad entre genotipos para un

gene melánico en el hamster *(Cricetus cricetus)*. Los coeficientes de selección calculados, notablemente altos, variaban de 0,79, 0,83, 0,89 y 0,94 y de 0,98 bajando a —0,82 y —0,86. Los melánicos estaban favorecidos (valores positivos) en algunos años y distritos y en cambio se seleccionaban en contra (valores negativos) en otros años o zonas Dobzhansky (1947a) mantuvo una población polimorfa de *Drosophila pseudoobscura*, procedente de Piñon Flats, Montañas de San Jacinto, California, en una jaula de población, en condiciones específicas, y encontró que las moscas homocigotes para una de las ordenaciones de genes (Standard) sólo poseía el 76,2 por ciento de la adaptación de los heterocigotes, cuyos homocigotes para la otra ordenación de genes (Chiricahua) sólo era el 37,9 por ciento. Análogas diferencias se han encontrado en otras ordenaciones de genes en la misma y otras especies de *Drosophila*.

La adaptación de cada genotipo comparada con la de otros no es absoluta, sino muy sensible a desplazamientos en las condiciones ambientales, incluyendo cambios en el fondo genético. Esto explica las muchas observaciones aparentemente contradictorias, efectuadas en tales especies polimorfas. Por ejemplo, tanto en poblaciones naturales como en poblaciones de laboratorio, Epling y col. (1953, 1957) encontraron aparentes desviaciones de los resultados de Dobzhansky y col. sobre el polimorfismo cromosómico de *Drosophila pseudoobscura*. Existe una serie de modos de explicar estas discrepancias. Por ejemplo, la adaptación no sólo incluye supervivencia hasta la fase adulta sino la totalidad de factores (vigor sexual, fecundidad, fertilidad etc.) que constribuyen al éxito en la reproducción (Levene y Dobzhansky, 1958; Spiess y Langer, 1961).

En algún número de casos la clara superioridad de los heterocigotes se manifestó a pesar de la letalidad o casi letalidad de uno de los homocigotes. En tales casos no es admisible basar el cálculo de la velocidad de mutación en la frecuencia del gene letal en la población, como es posible en el caso de genes estrictamente recesivos. Rosin y co. (1958) han mostrado, por ejemplo, que la velocidad de mutación ampliamente aceptada para el gene de la hemofilia en el hombre debe revisarse totalmente considerando la fecundidad sumamente exaltada de las mujeres portadoras del gene (1,15 comparada con 1,00 normal). Una adaptación para las mujeres de 1,22 bastaría para mantener el gene de la hemofilia en la población sin mutación adicional, aunque la adaptación observada de los varones sea sólo 0,64.

Heterocigosidad en las poblaciones naturales

El polimorfismo visible es sólo una pequeña fracción del polimorfismo genético total que se encuentra en poblaciones naturales. De hecho, la cantidad de variación genética de poblaciones salvajes es notablemente

grande. Las pruebas en favor de este aserto, que continuamente se acumulan, comprenden de modo primario dos series de datos. Uno es el descubrimiento de numerosos aleles muy semejantes (isoaleles) en la mayoría de los loci siempre que se examinan seriamente. Puede haber un fenotipo general "de tipo salvaje" pero la primera idea mendeliana de un gene de tipo salvaje para cada locus se ha refutado bastante a fondo. La segunda serie de datos conocidos de antiguo, bajo la designación de "vigor híbrido", se ha sometido a análisis causal sólo desde que la genética se ha constituido en una ciencia. Es una observación casi universal que el cruzamiento sostenido dentro de una estirpe conduce a la "depresión por cruzamiento interno", que determina una seria disminución de la adaptación en sus diversos componentes. Pérdida de fecundidad, aumento de la susceptibilidad a enfermedad, anomalías de crecimiento y trastornos metabólicos cuentan entre las manifestaciones de la depresión causada por cruzamiento interno (véanse en Lerner, 1954:22-27, numerosos ejemplos). Innumerables estirpes de laboratorio se han perdido debido al cruzamiento interno. Existen muchas pruebas en favor de que parte de esta depresión de las estirpes puras se debe a una pérdida de supradominancia. La adaptación disminuye a medida que más y más loci se hacen homocigotes, pero puede recuperarse espectacularmente cuando se cruzan dos líneas puras deprimidas. El maíz híbrido es uno de los numerosos resultados prácticos de esta nueva tendencia a aprovechar los beneficios de la heterocigosidad. Me remito a Lerner (1954) para una discusión detenida de este tema importante.

De los numerosos experimentos recientes que demuestran una superioridad de los heterocigotes sólo citaré uno. Carson (1958a) introdujo un solo cromosoma tercero Oregon-R de tipo salvaje, en una gran población *Drosophila* homocigote para cinco recesivos de cromosoma tercero (*se*, *ss*, *k*, e^s y *ro*.) Después de 15 generaciones (1 generación = 14 días) los tres recesivos que se siguieron estrechamente se habían estabilizado en las siguientes frecuencias: *ro* = 53,4 por ciento, *se* = 25,3 por ciento, y *ss* = 12,3 por ciento. La heterocigosidad se debe al único cromosoma introducido que se tradujo en más de triplicar la productividad de la población parental (Tabla IX-1). De hecho, el éxito de las nuevas poblaciones (E-1 y E-2) fue, en todos los respectos, superior incluso al de la población de laboratorio Oregon-R de tipo salvaje, que, con su larga historia de cruzamiento interno, tenía, probablemente, muchos más homocigotes que la nueva población experimental.

Las causas de la superioridad del heterocigote

Las razones de la superioridad selectiva de los heterocigotes, donde se verifica, son múltiples, en último término fisiológicas y no bien compren-

didas, a pesar de las numerosas conferencias dedicadas específicamente a este tema (por ejemplo, Gowen, 1952; Cold Spring Harbor, 1955; véase Dobzhansky, 1951, Capítulo 5).

1) *Heterosis debida a dominancia.* La interpretación típica de la superioridad de los heterocigotes es que el aumento en viabilidad se debe a un aumento de genes dominantes en los híbridos, en loci donde recesivos más o menos perjudiciales se habían vuelto homocigotes en las estirpes parentales. Esta interpretación está fundada en la probabilidad de que numerosos recesivos perjudiciales se oculten en todas las estirpes y que diferentes líneas puras se hagan homocigotes para diferentes recesivos no alélicos. Si una línea es *AAbb*, la otra *aaBB*, el híbrido sería *AaBb*, con genes dominantes que suprimen el recesivo perjudicial, en el heterocigote, en ambos loci.

Esta interpretación se ha demostrado en muchas situaciones observadas por los criadores de animales y plantas, pero no basta para explicar todos los casos de superioridad de los heterocigotes en poblaciones polimorfas (Crow, 1948, 1952). En particular, la teoría de la dominancia no consigue explicar la heterosis para un locus simple, que ha estado razonablemente bien establecida no sólo en plantas (Stubbe y Pirschle, 1940) sino también para una serie de casos de animales. Buzzati-Traverso (1947, 1952) la encontró en el gene del "ojo claro" de *Drosophila melanogaster*, da Cunha (1953) en el gene E de la pigmentación en *Drosophila polymorpha* y Rosin y col. (1958) en el gene de la hemofilia humano, para mencionar unos cuantos casos.

2) *Heterosis debida a supradominancia.* Según esta teoría un locus supradomina si el heterocigote tiene mayor adaptación que el homocigote.

Hay varias posibles explicaciones para tal superioridad del heterocigote donde exista. Uno es que el carácter de heterocigote da una mayor variabilidad bioquímica. En consecuencia, el heterocigote, por poseer una combinación de diferentes productos de genes, es capaz de enfrentarse con una mayor diversidad de necesidades de desarrollo que el homocigote, que sólo posee un sólo producto de gene, o para operar más eficazmente sobre un fondo genético diversificado. En vista de la capacidad de un solo alele en muchos loci de producir en la "dosis unidad" todo el producto de gene necesario para el desarrollo de un fenotipo normal, parecería que la presencia de un mismo alele en el mismo locus con una actividad a diferentes temperaturas o bajo otras condiciones, podría traducirse en una combinación que operaría como un mosaico fisiológico.

Otra posibilidad es que el heterocigote esté menos expuesto a presiones de selección que ninguno de los homocigotes. El prototipo de tal situación está presentado por letales equilibrados; un caso menos extremo por el gene para la anemia de célula falciforme (Allison, 1955). La anemia causada por el gene falciforme se traduce, al menos, en una reducción del

Tabla IX-1. *Tamaño y producción de poblaciones experimentales de* Drosophila melanogaster (según Carson, 1958a)

Población	*Número de semanas en el equilibrio*	*Tamaño de población:* *Número medio de individuos (recuento semanal)*	*Tamaño de población:* *Peso húmedo medio, medido semanalmente (mg)*	*Producción:* *Número medio de individuos por semana*	*Producción:* *Peso húmedo medio (mg/semana)*
Controles:					
C-1 *se ss k e^s ro*	32	161,6 ± 6,4	90,3 ± 3,0	100,8 ± 4,4	48,4 ± 1,9
C-3 *se ss k e^s ro*	20	154,4 ± 4,4	88,7 ± 2,0	61,0 ± 3,3	27,6 ± 1,5
Experimentales:					
E-1 *se ss k e^s ro* con *n* autosomas Oregon	20	457,4 ± 13,7	292,5 ± 9,1	171,0 ± 10,6	91,0 ± 5,9
E-2 *se ss k e^s ro* con *n* autosomas Oregon	20	502,6 ± 14,9	318,6 ± 8,9	201,1 ± 14,4	105,2 ± 8,0

90 por ciento de la adaptación de los homocigotes. De hecho, pocos de ellos viven más de 5 años. Sobre esta base cabría esperar una rápida eliminación del gene hasta alcanzar el nivel de mantenimiento por mutación recurrente. Sin embargo hay grandes zonas en África tropical donde del 20 al 40 por ciento de los nativos son heterocigotes para el gene. Esto requeriría o una fantástica velocidad de mutación de este gene o una elevada ventaja selectiva del heterocigote. Allison claramente demostró lo segundo. Encontró que la zona de máxima frecuencia del gene, coincide, en general con regiones en que hay un grado de morbilidad sumamente alto debida a una malaria subterciana causada por *Plasmodium falciparum*. Los niños heterocigotes para la anemia de célula falciforme tienen una velocidad muy inferior de infección por *P. falciparum* y los adultos heterocigotes son menos susceptibles a una infección artificial. Aunque entren más factores en el cuadro (Livingston, 1958) no hay duda de que la inferioridad que clínicamente no aparecía en los hematíes de los heterocigotes constituye una protección frente a la malaria subterciana, lo que da una superioridad de adaptación al heterocigote. Los médicos italianos habían sugerido antes la misma explicación para la mayor frecuencia de talasemia (otra enfermedad de hemoglobina) en Italia en distritos con mucha malaria endémica.

Un equilibrio de presiones de selección opuestas se ha observado también en el gene razón del sexo de *Drosophila* (Wallace, 1948), en el locus *T* de la mosca doméstica (Dunn, 1956), y en el gene de la hemofilia del hombre (Rosin y col., 1958). Las presiones de selección equilibradas para los genes del grupo humano se han considerado ya en el Capítulo VII. El polimorfismo de manchas en la mariposa *Maniola jurtina* también parece deberse, en parte, a presiones de selección opuestas. Una presión de selección de aproximadamente el 70 por ciento (causada por un parásito himenóptero) opera, durante las últimas siete semanas de la vida previas a la fase imago, contra larvas destinadas a originar hembras con dos o más manchas (Dowdeswell, 1961). No se sabe aún qué favorece a estos genotipos en otras estaciones.

Un heterocigote que deba su superioridad a un equilibrio de desventajas de los homocigotes, puede perderla fácilmente cuando cambien las condiciones. Tal puede ser la causa de algunos casos de polimorfismo transitorio y de fluctuaciones seculares que luego estudiaremos.

La continuada persistencia de polimorfismo se ha atribuido con frecuencia a un equilibrio fluctuante de presiones de selección opuestas contra homocigotes. Es posible que así sea en fluctuaciones rápidas pero improbable en las de curso largo ya que uno u otro alele se perderá antes o después, debido a errores de desmuestre (Kimura, 1955). Un polimorfismo permanentemente equilibrado sólo puede mantenerse si las presiones

de selección opuestas se suman a una superioridad del heterocigote o del homocigote más raro (Dempster, 1955).

3) *Desventajas de la dosis doble.* Huxley (1955b) ha sugerido que habría que considerar la superioridad de los heterocigotes desde el punto de vista del homocigote que "padece" la desventaja de una dosis doble del mismo producto de gene. No creo que los hechos estén en favor de esta interpretación. Como Muller (1950b) ha demostrado, la mayoría de los fenotipos son notablemente inmunes a dosis en exceso del mismo producto de gene. El homocigote padece claramente de una falta de versatilidad bioquímica o ecológica y no de una dosis excesiva de una enzima o de sus productos.

La presencia de loci heterocigotes en una población, presencia garantizada por la heterosis (superioridad del heterocigote), tiene una doble ventaja. En primer lugar produce individuos sumamente viables que están amortiguados contra fluctuaciones ambientales. Más importante es que da a la población una gran cantidad de diversidad que necesita mucho, porque el número de genotipos de la población es más que proporcional al número de aleles: si el número de aleles es n, el número de genotipos es $1/2\ (n^2 + n)$. Un locus con tres aleles (A,a,a') produce 6 genotipos ($AA, Aa, Aa', aa, aa', a'a'$) cada uno óptimo en diferentes condiciones ambientales. Tal versatilidad hace que se disponga de una gran variabilidad genética en todo momento para dar una inmediata respuesta evolutiva a un cambio del medio. Thoday (1953) y Lerner (1954) han destacado correctamente el aspecto dual de la heterosis, por el cual la ventaja para individuos genéticamente diversos (los heterocigotes) constituye una ventaja de plasticidad evolutiva para la población como un todo. Estando compuesta de varios genotipos, una población que es polimorfa debido a heterosis puede utilizar diferentes componentes del medio (diferentes subnichos). Poblaciones de *Drosophila pseudoobscura* polimorfas para dos ordenaciones de genes, producen más individuos que las equivalentes poblaciones monoformas; producen una mayor biomasa total, y muestran menos variación fenotípica (Beardmore, Dobzhansky y Pavlovsky, 1960).

Los heterocigotes pueden tener aún otra ventaja. Un estudio de la varianza fenotípica muestra, inesperadamente, que es más baja en los heterocigotes que en los homocigotes (líneas puras) (Wigan, 1944; Mather, 1950; Robertson y Reeve, 1952a; Dobzhansky y Wallace, 1953; Grüneberg, 1954; resumido por Falconer, 1960). Los criadores de animales y plantas están de antiguo familiarizados con este fenómeno. Es evidente que el aumento de la variación fenotípica en los homocigotes o razas puras es, en gran parte, no genética. Se afecta más intensamente por la variación del medio, es menos capaz de compensar fisiológicamente el impacto descompensador de los factores ambientales, que están menos "amortiguados". ¿Por qué razón? Robertson y Reeve (1952a), siguiendo a

Haldane, sugieren que la superioridad ambiental de los heterocigotes se debe a su mayor versatibilidad bioquímica. Cada gene (locus) en un homocigote produce una dosis doble del mismo producto génico, en tanto que un heterocigote tiene dosis sencillas de dos productos de genes diferantes (aunque muy similares). En cada conjunto de condiciones ambientales uno u otro alele tendrá una eficacia de desarrollo superior, lo que se traduce en una viabilidad óptima.

Los heterocigotes se verán especialmente favorecidos, según esta teoría, por un ambiente fluctuante. Si el alele *A* actúa de modo óptimo desde 18° a 26° y el alele *a* desde 14° a 22°, entonces cada homocigote tiene una "resistencia" ambiental de 8°, y los heterocigotes de 12° (desde 14° a 26°). Dobzhansky y Levene (1955) observan que las estirpes de *Drosophila pseudoobscura* homocigotes para ciertos cromosomas sufren cambios mucho más bruscos de viabilidad cuando se tranfieren a nuevos ambientes que las estirpes heterocigotes. A la inversa, si el medio se hace completamente uniforme se priva a los heterocigotes de gran parte de su superioridad, a la vez que se aumenta la superioridad relativa de uno de los homocigotes sobre el otro. En una población cerrada esto puede conducir (pero rara vez) a una pérdida de la heterosis de los heterocigotes y, de este modo, a un polimorfismo equilibrado (Lewontin, 1958). Sin embargo, los heterocigotes están favorecidos, no sólo en un medio fluctuante, sino, más generalmente, en la mayoría de los medios adversos. En condiciones óptimas, los homocigotes y los heterocigotes pueden mostrar viabilidades muy semejantes, mientras que los heterocigotes pueden ser decididamente superiores en condiciones desfavorables, por ejemplo en el copépodo *Tisbe reticulata* (Battaglia, 1958).

La homeostasis superior de los heterocigotes en condiciones variables es una de las razones de su superioridad selectiva. La superioridad de los heterocigotes conduce, pues, en este caso a la producción de un fenotipo visible estandardizado, mientras que en otros casos conduce a un polimorfismo notoriamente discontinuo. Un fenotipo completamente uniforme es sólo un caso extremo en un espectro bastante amplio de variabilidad fenotípica. En el otro caso extremo tenemos el del pavo marino *(Philomachus pugnax)*, un ave en la que difícilmente se asemejan dos machos adultos ya que su color varía de uniforme a listado, y de blanco a negro o rojo pudiendo existir toda combinación posible de estos colores. Es probable que el método de la selección del macho en esta especie ofrezca un premio alto a la singularidad del fenotipo. En el Capítulo VII se consideraron otros casos de gran variación individual de los fenotipos.

El último efecto de un sistema cerrado de homeostasis del desarrollo es reducir al mínimo el efecto de la selección natural. Con independencia de lo alta que sea la variación genética que exista en un acervo de genes, cuanto menos penetre en el fenotipo menos puntos de ataque ofrece a la selección. En los mecanismos de desarrollo que garantizan un fenotipo típico uniforme sin tener en cuenta la cantidad de variación genética subyacente constituyen, pues, otro dispositivo que contribuye al mantenimiento de la variabilidad genética en las poblaciones. En otro lugar (Capítulos X, XVII y XIX) nos ocuparemos de cómo puede recurrirse a esta variabilidad potencial en tiempos de necesidad.

El origen de la heterosis

El papel de la selección natural en la producción de heterosis es todavía bastante oscuro. Son posibles dos puntos de vista extremos cuyos méritos relativos ya hemos discutido en otra obra (Mayr, 1955a). Según un punto de vista, los loci heterocigotes son siempre potencialmente superiores a los homocigotes. El otro punto de vista extremo es que los heterocigotes sólo son superiores a los homocigotes en los casos en que hay selección para tal superioridad, es decir, cuando el fondo genético se ha seleccionado para dar al heterocigote la adaptación máxima para todos los componentes de adaptación afectados pleiotrópicamente por el locus.

La mejor prueba contra el punto de vista seleccionista extremo procede de los cruzamientos de poblaciones. Partiendo de la consideración de que los genes de un acervo de genes son el producto de una larga historia de selección para la interacción óptima, se podría esperar encontrar siempre una pérdida drástica de adaptación en los cruzamientos entre poblaciones. Sorprende que a veces suceda precisamente lo opuesto. Stone (1942) fue el primero que encontró heterosis, al cruzar estirpes de *Drosophila* procedentes de diferentes localidades. Esto le sucedió tanto en *hydei*, especie difundida por todo el mundo, que forma poblaciones muy grandes, como en *virilis*, que tiene una distribución más desperdigada. Los híbridos (F_1) de la primera generación eran superiores tanto en fertilidad (número de parejas fecundas) como en fecundidad (número de hijos por pareja y día). Wallace y Vetukhiv (1955) y Vetukhiv (1956) confirmaron lo mismo en *D. pseudoobscura* (Fig. IX-2). La selección no puede explicar estos casos de heterosis entre poblaciones (véase también Capítulo X).

Sin embargo hay muchas pruebas de que la selección es importante (Mather, 1943; Dobzhansky, 1951; Thoday, 1955). Por ejemplo, la superioridad relativa de los heterocigotes a veces sube verticalmente en poblaciones experimentales. Asimismo, los heterocigotes pueden carecer de heterosis en las especies que se cruzan dentro de las estirpes como se ha demostrado en muchas especies vegetales. Finalmente nada podría ser más heterocigótico que los híbridos de especies y, sin embargo, la mayoría de los híbridos son decididamente inferiores en la mayoría de los componentes de adaptación. Por ello la heterosis no puede ser un subproducto

automático de heterocigosidad. Wallace (1954a, 1955) ensayó los efectos relativos de la heterocigosidad y de la hibridación cromosómica y demostró que la heterosis no se debe a la heterocigosidad como tal, sino a una heterocigosidad de cromosomas y de secciones de cromosomas seleccionados ("equilibrados").

La teoría de Fisher de la dominancia, según la cual la dominancia evoluciona como resultado de selección de genes modificadores ("genes del

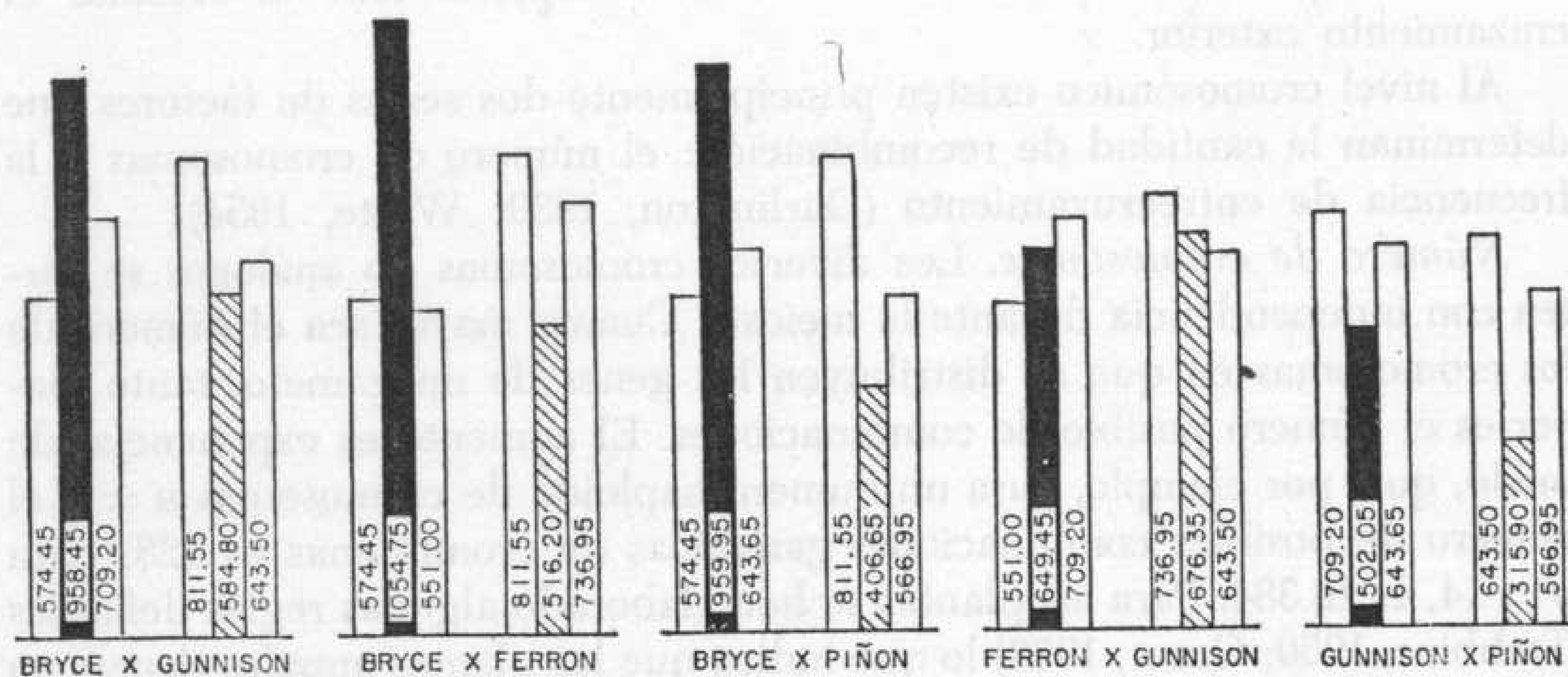


Fig. IX-2. Fecundidad de poblaciones geográficas de *Drosophila pseudoobscura* y de híbridos entre ellos. La altura de la columna da el número medio de huevos depositados en la vida por cada hembra. Las columnas blancas representan las poblaciones parentales; las columnas negras, los híbridos F_1, y la columna con trazos transversales, los híbridos F_2 de estas poblaciones. (Según Vetukhiv, 1956.)

fondo") que dan al heterocigote el fenotipo del homocigote dominante, puede modificarse para explicar el origen de la supradominancia. Si la dominancia para cada carácter fenotípico regulado por un solo locus pleiótropo puede modificarse con indepencia, resultará un polimorfismo compensado, siempre que cada uno de los homocigotes tenga algunas manifestaciones fenotípicas ventajosas (Sheppard, 1953a). La selección causará que las expresiones fenotípicas desventajosas de los genes se hagan recesivas y las ventajosas dominantes. Como consecuencia, el heterocigote exhibirá el fenotipo más ventajoso de cada uno de los efectos pleiotrópicos. La selección favorecerá entonces claramente al heterocigote. Un gene que responde a este postulado ha sido descubierto por Caspari (1950) en *Ephestia kuehniella*, polilla de la harina. El solo efecto visible de este gene parece ser que el alele dominante *Rt* hace que los testículos sean pardos, mientras que *rt* hace que sean rojos. Cuando se investigaron tres componentes de adaptación se observó que "el heterocigote en cada caso es al menos igual y posiblemente superior al homocigote más favorecido".

El alele *Rt* era superior y dominante en lo que respecta a la velocidad de desarrollo y a la conducta en la copulación; *rt* es superior y dominante con respecto a la viabilidad.

La comprensión del origen de tal sistema se facilita mucho si recordamos que los genes nuevos se han incorporado a las poblaciones en condición de heterocigotes. Los homocigotes se hacen frecuentes mucho después de que los heterocigotes hayan llegado a ser muy frecuentes. Durante este período inicial es cuando, como Parsons y Bodmer (161) señalan correctamente, la supradominancia de los heterocigotes estará favorecida por la selección. Como también mostró Mayr (1954a), en estas condiciones se seleccionarán modificadores que posean el máximo efecto de exaltación de la adaptación sobre heterocigotes.

En la larga carrera por la superioridad de los heterocigotes, no parece existir un mecanismo particularmente eficaz para el mantenimiento de la adaptación de poblaciones. No puede evitarse en cada generación la producción dispendiosa de homocigotes inferiores, por segregación. En vista de este derroche de polimorfismo equilibrado, Muller (1950a) emitió la opinión de que "un gene mutante... ventajoso en su grado de expresión heterocigótica pero perjudicial en la homocigótica... se verá reemplazado habitualmente, después de un período, por genes mutantes de una expresión que se desvíe menos... lo que confiere una ventaja equivalente cuando se encuentren en homocigosis". Lerner (1954) y Wallace (1956) han argumentado que esto no sucede necesariamente y que es dudoso que un homocigote sea en principio superior a un heterocigote. El último puede poseer mayor plasticidad de desarrollo y capacidad para la homeostasis del desarrollo, pero también, por producir tres fenotipos distintos en cada generación, dar al acervo de genes una mayor plasticidad evolutiva, que permite un desplazamiento más rápido en caso de que cambien las condiciones ambientales. Falta por estudiar en qué grado esto se verifica por selección entre poblaciones (Lewontin, 1958). La adaptación óptima de un genotipo se consigue probablemente mediante una proporción conveniente entre loci homocigotes y heterocigotes, que en cada caso depende del sistema de reproducción, tamaño de población, presión de selección y de otros factores.

Un modo por el que se podría disminuir el número de homocigotes sería aumentar el número de aleles (probablemente en su mayor parte isoaleles) en una población, dado que la proporción de homocigotes es $1/n$ si el número de aleles es n (y si todos los aleles son igualmente frecuentes). Esto es probablemente lo que sucede en muchos loci en poblacions naturales abiertas. Sin embargo, no suele ser una solución factible para las ordenaciones de genes donde, para una sección dada de un cromosoma, con frecuencia sólo se ofrecen dos alternativas que puedan coexistir de hecho en una misma población (Wallace, 1953).

Con sólo dos supergenes aleles o alternativos mantenidos en una población por superioridad de los heterocigotes, incluso el homocigote más raro se produce con una frecuencia apreciable. Cabría esperar una fuerte presión de selección en favor del perfeccionamiento de la adaptación de los homocigotes. Sin embargo, el análisis de varias poblaciones naturales ha revelado carencias tales de homocigotes, que debe suponerse que son casi letales. En una población de *Drosophila tropicalis* procedente de Honduras, casi la cuarta parte de los cigotes muere en cada generación debido a la homocigosis de un complejo de genes desfavorable en un brazo del segundo cromosoma (Dobzhansky y Pavlovsky, 1955). A causa de esta mortalidad diferencial, el 70 por ciento de la población consta de heterocigotes de inversión heteróticos. Sin embargo, en esta localidad determinada, *D. tropicalis* parece tener más éxito que en otras zonas donde el cromosoma segundo carece de esta letalidad en los homocigotes. Otras especies de *Drosophila*, en particular *D. subobscura*, muestran también a veces unas ausencias significativas de homocigotes. Parece que las especies con la gran fecundidad de *Drosophila* pueden soportar el sacrificio de gran parte de su descendencia potencial en favor de las crecientes ventajas adaptativas conseguidas por los heterocigotes supervivientes. Kitzmiller y French (1961), encuentran en *Anopheles quadrimaculatus* que el 95 por ciento de los individuos son heterocigotes para una inversión.

Es probable que un acervo de genes dado sólo pueda acomodarse a un número limitado de loci supradominantes. Una razón es que, en otro caso, se producirían excesivos genotipos con homocigotes perjudiciales en un locus u otro. La segunda razón es que existe una interferencia entre varios sistemas de heterocigotes compensados, al menos entre sistemas de ordenaciones de genes equilibrados (Capítulo X).

Interacciones epistáticas

La heterosis de un solo locus es sólo una de las numerosas formas de interacción entre genes. Las interacciones epistáticas entre genes no alélicos en un medio variable pueden tener el mismo efecto de conservar la variación genética en poblaciones. Esto se discutirá en el Capítulo X (véase también la discusión de las cimas múltiples, pág. 227).

Impedimento de la recombinación libre

Si no existieran cromosomas no existiría ningún límite al posible surtido de genes. Sin embargo, con los genes ligados en cromosomas y con la restricción de la cantidad de entrecruzamiento en cada generación, se limita mucho la recombinación entre los genomas parentales. Es imposible señalar hasta qué grado y por qué mecanismos puede reducirse o impedirse la recombinación y cómo ello afecta al almacenamiento de la variación genética en poblaciones. El mezclado de los contenidos de genes de una especie o población está determinado a dos niveles, el gamético y el cromosómico. Es aconsejable reservar el término *recombinación* para los factores que regulan el grado de mezclado de los contenidos de genes de los cromosomas parentales. Los diversos fenómenos, como hibridación, mecanismos de aislamiento, dispersión y tamaño de población que determinan el grado de diferencia genética de los gametos parentales son de naturaleza muy distinta y se discutirán en el Capítulo XIV al estudiar el cruzamiento exterior.

Al nivel cromosómico existen principalmente dos series de factores que determinan la cantidad de recombinación: el número de cromosomas y la frecuencia de entrecruzamiento (Darlington, 1939: White, 1954).

Número de cromosomas. Los diversos cromosomas no análogos se surten con independencia durante la meiosis. Cuanto mayor sea el número de los cromosomas en que se distribuyen los genes de un gameto, tanto mayor es el número posible de combinaciones. El aumento es exponencial de modo, que, por ejemplo, para un número haploide de cromosomas $n = 7$ el número de posibles combinaciones gaméticas de cromosomas es 128; para $n = 14$, es 16 384. Para las plantas se han elaborado algunas reglas definidas (Stebbins, 1950; Grant, 1958) lo que indica que las plantas anuales tienen, en promedio, menor número de cromosomas, y las plantas perennes y leñosas mayor número de cromosomas. En la mayoría de los grupos de animales, como de plantas, existe un número "típico" de cromosomas que parece ser elevado en las aves y bajo en la mayoría de los dípteros. Pero las razones de estas diferencias siguen siendo inseguras (White, 1954, 1958) y el número de cromosomas o cantidad total de ácido desoxirribonucleico no está correlacionado con el sistema de reproducción (véase Capítulo XIV).

Frecuencia de entrecruzamiento. La recombinación de genes ligados sobre el mismo cromosoma se favorece por una gran frecuencia de quiasmas, una distribución fortuita de los quiasmas y la homocigosidad estructural de los cromosomas. A la inversa, la cantidad de entrecruzamiento disminuye cuando se reduce el número de quiasmas, por la localización de estos quiasmas y por la hibridación estructural de las secciones de cromosomas (en particular por inversiones) que impide el entrecruzamiento en la sección de que se trate. Una sección de cromosomas que esté protegida de entrecruzamiento, actúa, en cuanto a la recombinación, como un solo gene, por lo que se la ha denominado *supergene* (Darlington y Mather, 1949). Tales supergenes pueden tener dos ventajas. Permiten la conservación indefinida de un surtido particularmente valioso de genes y coleccionar en el acervo de genes, varios de tales supergenes, que son heteróticos cuando se combinan. Las ventajas de las heterosis de un solo locus pueden así ampliarse potencialmente a toda una sección de un cromosoma. Ade-

más, de este modo se hace que coincidan las cargas genéticas causadas por homocigotes perjudiciales.

Ligamento. El término "ligamento" se ha aplicado a dos fenómenos distintos, el ligamento de genes y el ligamento de loci. Si dos loci se producen en el mismo cromosoma se mantendrán permanentemente "ligados" a menos que se separen por la rotura del cromosoma. El entrecruzamiento normalmente no cambia la distancia entre loci. Debido a que el mismo carácter fenotípico está con frecuencia regulado por loci íntimamente ligados, Fisher (1930:102) y Sheppard (1953a) han postulado que tales loci se han reunido por selección natural, por translocación y otras formas de reordenación cromosómica. La duplicación de secciones cromosómicas (tal vez por translocación entre cromosomas homólogos) brinda otra explicación posible para proximidad de loci relacionados funcionalmente. Una vez establecido tal ligamento de loci puede llegar a ser una condición bastante persistente considerando la relativa rareza de la translocación.

Un fenómeno muy distinto es el ligamento de aleles definidos en diferentes loci, por ejemplo del alele a^1 en el locus A y del alele b^1 en el locus *B*. Tal ligamento es completamente temporal, debido al entrecruzamiento, excepto en presencia de inhibidores del entrecruzamiento. Habitualmente, "la frecuencia de combinaciones entre loci son, a largo plazo, las de las combinaciones al azar, en una población que se reproduzca al azar, sin considerar el ligamento, a menos que éste sea completo" (Wright, 1949a). El ligamento, sin embargo, puede impedir el equilibrio completo en circunstancias especiales (Lewontin y Kojima, 1960). Análogamente, ciertos experimentos parecen conceder una mayor importancia al ligamento. "En un experimento, la rotura, por recombinación, de las combinaciones equilibradas en *Drosophila* necesarias para conseguir una cierta respuesta a la selección, requirió veinte generaciones (Mathew, 1953). Tal vez el ligamento era muy próximo (loci adyacentes) o estaba implicado un inhibidor del entrecruzamiento. Hay muchos modos y medios de reducir el entrecruzamiento o incluso de eliminarlo. Las ordenaciones de genes invertidos muestran muy poco entrecruzamiento en estado de heterocigosis. La localización del quiasma es otro mecanismo para conservar un segmento cromosómico con una determinada colección de genes. Actualmente no se sabe mucho sobre la frecuencia y modo de operar de estos dispositivos citogenéticos (White, 1954, 1958). La reducción del entrecruzamiento en un cromosoma (o en parte de uno), con frecuencia se compensa por un aumento (a veces hasta multiplicarse por 30) en otro lugar (Carson, 1953), de modo que la cantidad total de recombinaciones parece mantenerse aproximadamente constante. El mecanismo de esta compensación resulta todavía oscuro (Oksala, 1958).

De estas observaciones podría sacarse la conclusión de que, en conjunto, el ligamento es un mecanismo bastante ineficaz para conservar la variación genética.

El término *ligamento* se usa a veces incorrectamente al discutir los efectos pleiotrópicos de los genes. Si se correlaciona el enrollamiento a la izquierda en la concha de un molusco o de un foraminífero (Ericson, 1959) con un medio de agua fría y el enrollamiento hacia la derecha con un medio de agua caliente, esto no se debe a ligamento del alele de enrollamiento y del gene que da viabilidad superior a ciertas temperaturas de agua (tal ligamento pronto terminaría por entrecruzamiento), sino a manifestaciones pleiotrópicas versátiles de un solo gene o supergene.

Segregación desigual

Así se designan mecanismos muy peculiares por los cuales un gene perjudicial puede evitar la eliminación por selección natural. Si tal gene determina simultáneamente que el cromosoma que lo porta se vea favorecido durante la meiosis, cabría esperar un porcentaje superior de los gametos que portan el gene. Sandler y Novitski (1957) han aplicado el término presión meiótica a una fuerza capaz de alterar los mecanismos de la división celular meiótica de modo que los gametos producidos por un heterocigote no se verifiquen con una frecuencia igual al 50 por ciento. En la literatura se han registrado cierto número de genes con este efecto.

En varias especies del grupo *obscura* de *Drosophila*, un gene razón del sexo conduce a la degeneración de los espermatocitos que llevan *Y* compensada por una doble división de los cromosomas *X*. De este modo se produce el número normal de espermatozoos, pero todos producen hembras (puesto que portan un cromosoma *X*) y todos portan el gene razón del sexo. Esto, a su debido tiempo, conduciría al exterminio de los machos (y por consiguiente de la especie) si no fuera por la acusada superioridad de los heterocigotes. El polimorfismo compensado que resulta ha sido analizado cuidadosamente por Wallace (1948). Un gene (o supergene) similar en *Drosophila paramelanica* ha sido analizado por Stalker (1961). Un gene en *Drosophila melanogaster* ("trastornador de la segregación", *SD*—"segregation distorter"—) tiende a hacer que los gametos posean un alele normal no funcional (Sandler y col. 1959).

Una situación análoga se ha encontrado en el locus *T* en el ratón casero (*Mus musculus*). Muchas poblaciones de distintos lugares de Estados Unidos contienen heterocigotes para aleles *t* con frecuencias considerables, aunque estos aleles en su mayoría son letales cuando homocigotes. Se ha encontrado que el 90-99 por ciento de gametos producidos por estos heterocigotes contiene el gene *t* (en lugar del porcentaje esperado del 50 de *t* y del 50 normal). Parece que existe una ventaja precigótica del espermatozoo que porta el gene *t*. Matsunaga e Hiraizumi (1962) encontraron

una ventaja semejante (pero mucho menor) de los espermatozoos que transportan O en el espermatozoo de padres heterocigotes para los grupos sanguíneos A y B (AO, BO). La ventaja del 4,5 por ciento de O encontrado por ellos conduciría a una rápida eliminación de A y de B si no se compensara de otro modo (Capítulo VII). La frecuencia de los aleles *T* en el ratón está, probablemente, determinada por varios factores y no sólo por la letalidad de los homocigotes. La frecuencia registrada en los genes *t* (25-30 por ciento) en poblaciones salvajes está muy por debajo de la frecuencia esperada de casi el 50 por ciento. Esto parece deberse al hecho de que los genes *t* tienden a perderse por eliminación fortuita en muchas de las poblaciones pequeñas y semiaisladas en que se encuentra el ratón casero (Lewontin y Dunn, 1960).

Es muy poco probable que la segregación desigual o el éxito de los espermatozoos tengan una importancia evolutiva apreciable. Sin embargo, pueden servir circunstancialmente para conservar genes, que serían perjudiciales en otras circunstancias, en poblaciones durante un período lo bastante largo para permitir la acumulación de modificadores que corrijan las cualidades perjudiciales.

Protección ecológica de la variación genética contra la eliminación de ésta por selección

Un segundo factor que reduce la eficacia de la selección natural es la diversidad del medio. La contribución a la adaptación hecha por un fenotipo dado cambia con el tiempo y el espacio y esto causa fluctuaciones en los valores selectivos de los genes. Un gene inferior en ciertas condiciones es superior en otras y esto hace que la probabilidad de que se conserve en el acervo de genes aumente considerablemente. Otro factor conservador es la posibilidad de que un gene pueda ser retenido en la población si su adaptación está inversamente correlacionada con su frecuencia. Finalmente la compleja integración del epigenotipo impide un sometimiento demasiado precipitado a cada cambio del medio.

Presiones de selección opuesta

Como el genotipo como un todo constituye un sistema interactuante integrado, virtualmente todos los aspectos del fenotipo son el resultado de un compromiso entre presiones de selección opuestas. Un aumento del tamaño del cuerpo, por ejemplo, puede ofrecer una ventaja general para el organismo, pero, como será necesario cambiar el tamaño relativo de numerosos órganos, se levantarán presiones de selección opuestas hasta que se hayan reconstruido las diversas proporciones. Un aumento en la longitud de los dientes (hipsodontia) tuvo ventaja selectiva para los caballos primitivos que se desplazaban de ramonear a comer hierba en un ambiente cada vez más árido. Sin embargo, tal cambio en las costumbres requirió una mandíbula más larga y unos músculos maxilares más fuertes y, por consiguiente, un cráneo más grande y pesado soportado por músculos del cuello más fuertes, así como desplazamientos en el tubo intestinal. Por consiguiente, un aumento de longitud de los dientes demasiado rápido estaba contrarrestado por selección y, en consecuencia, el crecimiento medio sólo fue de 1 mm, aproximadamente, cada millón de años (Simpson, 1944). Haldane (1949c) mostró que, incluso en líneas que evolucionan rápidamente, los cambios de longitud y proporción suelen ser del orden de 1-10 por ciento por millón de años. La variación genética no se perderá rápidamente cuando las presiones de selección estén tan próximas al equilibrio de unas con otras.

Finalmente, muchas presiones de selección sólo son intensas durante periodos de crisis (epidemias, inviernos especialmente duros, sequías, etc.). Sin embargo, tales crisis tienden a localizarse después por el flujo de genes. Todos estos factores se combinan para suavizar el impacto de la selección natural e impedir que se pierda la variación genética demasiado rápidamente.

Diversidad de ambientes con el tiempo

Cambios temporales y seculares en la presión de selección. El almacenamiento de variación genética en las poblaciones se ve muy afectado por desplazamientos en las presiones de selección. Estos desplazamientos pueden implicar la intensidad de la selección o la dirección de la presión de selección. Un desplazamiento en la intensidad de la presión de selección casi siempre acompaña (o resulta de) un cambio en el tamaño de la población. Todo cambio brusco en el tamaño de población afectará la variabilidad genética. Una brusca contracción de una población no sólo puede aumentar la homocigosis sino que, en consecuencia, puede permitir también que surjan fenotipos desviados (Lerner, 1954) que tengan una ventaja selectiva en condiciones especiales. El aumento de la presión de selección y la disminución del tamaño de población indudablemente dan lugar a un aumento de la velocidad de eliminación selectiva de genes de una población. A la inversa, una relajación temporal de la presión de selección permitirá la supervivencia de genotipos inferiores, lo que facilita recombinaciones genéticas raras que serían imposibles durante períodos de una selección adversa dura. Algunos de estos genotipos "improbables" pueden representar nuevas cimas adaptativas y ser retenidos en la población, cuando se restablezca el período de fuerte intensidad de selección. Hay pruebas de que los ciclos

de tamaño de población afectan la variabilidad genética de poblaciones, de acuerdo con las esperanzas teóricas (Ford y Ford, 1930; Tetley, 1947).

Desplazamientos en la dirección de la presión de selección. Todos los medios cambian, lo que significa, en términos de evolución, que las presiones de evolución se desplazan continuamente. Cada uno de estos desplazamientos pudiera aliviar la presión de selección sobre los genes y genotipos previamente sometidos a la máxima presión, o incluso, favorecerlos selectivamente. De hecho, desmuestres detallados de poblaciones polimorfas o variables genéticamente en otros respectos han demostrado en muchos casos un paralelismo entre las fluctuaciones ambientales y genéticas. Así podemos realmente observar la evolución en su trabajo. El postulado es que los genes pueden tener valores selectivos muy diferentes en distintas condiciones ambientales. Este hecho está hoy bien establecido por los genéticos de población. Dobzhansky y col. (1955) han dado una demostración particularmente clara del efecto de la temperatura y del alimento sobre el valor selectivo de diferentes genotipos en *Drosophila pseudoobscura.*

Los cambios temporales en la presión de selección pueden clasificarse en cambios estacionales, fluctuaciones y ciclos seculares, y tendencias a largo plazo, dependiendo del intervalo de tiempo implicado en el cambio.

Cambios estacionales. Uno de los primeros que hay que describir con detalle, se refiere a una población del coleóptero mariquita *(Adalia bipunctata)* cerca de Berlín (Timoféeff-Ressovsky, 1940a). La población se da en dos fenotipos que pueden denominarse "negro" y "rojo". La frecuencia de "negros" entre los adultos, desciende desde 55-70 por ciento (en diferentes años) al comienzo del invierno a 30-45 por ciento al final del invierno, debido a la mayor mortalidad de los "negros" durante la hibernación. Sin embargo, la viabilidad superior de los "negros" durante la estación caliente permite volver al final del verano a la frecuencia original de 55-70 por ciento. En contra de la interpretación original de Timoféeff, tal polimorfismo fluctuante no puede mantenerse por un equilibrio de ventajas selectivas de los dos fenotipos. Tal sistema, antes y después, conduciría inevitablemente a la fijación del uno o del otro tipo debidos a fluctuaciones al azar (Kimura, 1955) si no se mantuviera por una superioridad superpuesta de los heterocigotes.

En el caracol *Cepaea nemoralis*, la misma generación está expuesta a lo largo de las estaciones a desplazamientos de las presiones de selección. Sheppard (1951a) mostró, para el sur de Inglaterra, que en cada primavera cuando el suelo del bosque es pardo con un lecho de hojas y tierra descubierta, los tordos *(Turdus philomelos)* destruían un porcentaje mayor de caracoles de concha amarilla que de caracoles pardos o rosados, pero que la proporción se invierte al final de la primavera después que el suelo del bosque se vuelve verde (Tabla IX-2). (Véase también De Ruiter, 1958 y Lamotte, 1959). En el isópodo marino *Sphaeroma serratum*, la frecuencia de

TABLA IX-2 *Cambio estacional en la frecuencia de morfos amarillos entre caracoles matados por tordos*

(según Shepard, 1951)

Lugar	*Fecha*	*Porcentaje de muertos*	*Lugar*	*Fecha*	*Porcentaje de muertos*
Marley Woods	Abril, 11	43	Ten Acre Copse	Abril, 19 - 26	42
	23	41		28 abril - 2 mayo	22
	30	34		Mayo, 4 - 8	11
	Mayo, 7	26		11 - 16	12
	19	16		17 - 22	0
	22	14		28 mayo - 5 junio	11
	26	14			

un gene manchado en Morgat, Francia, sube desde un 23 por ciento al comienzo del verano a un 28 por ciento al terminar éste (Bocquet, Lévi y Teissier, 1951). Cambios estacionales análogos en *Colias* se han expuesto en el Capítulo VII.

Con mucho, las mejores pruebas de tales fluctuaciones cíclicas nos las ofrece *Drosophila.* Cambios estacionales en la frecuencia relativa de las ordenaciones de genes se han encontrado en *D. funebris* (Dubinin y Tiniakov, 1945), *D. pseudoobscura* (Dobzhansky, 1943, 1956b) y *D. robusta* (Levitan, 1952). Por ejemplo, en una población de *D. pseudoobscura* que se da en Piñon Flat, Mount San Jacinto, California, la ordenación de genes Standard disminuyó regularmente, en los años 1939 a 1946, de marzo a junio en tanto que la frecuencia de otra ordenación (Chiricahua) aumentó de modo corespondiente. El cambio inverso se verificó entre junio y noviembre (Dobzhansky, 1955-1956). Si una población artificial con material procedente de esta localidad se establece en el laboratorio, se alcanza siempre un equilibrio a 25º con una frecuencia de un 70 por ciento de cromosomas Standard y un 30 por ciento de cromosomas Chiricahua. El hecho de que Standard tenga mayor viabilidad a elevadas densidades de población en tanto que Chiricahua a densidades bajas (Birch, 1955), puede ser en parte responsable del ciclo anual. En el inmediato Keen Camp no se encontró el ciclo estacional y, lo que es bastante notable, ha desaparecido de la población de Piñon Flat desde 1946 (Epling, Mitchell y Mattoni, 1953; Epling y Lower, 1957). Estos ciclos se han estudiado por Dobzhansky en varias publicaciones (1952, 1956, 1958).

Cambios estacionales. En el caso de *Drosophila* que acabamos de mencionar está implicado más de un cambio estacional. De hecho, en casi todos los casos en que se han estudiado a fondo poblaciones polimorfas a lo largo de una serie de años, se han observado desplazamientos en las fre-

cuencias de morfos. Un tipo de plumaje melánico de la paloma rock (*Columba livia*) tiene una frecuencia de, al menos, un 70 por ciento, en la población aislada de palomas silvestres de la plaza de San Marcos de Venecia en 1951 (observación personal), en tanto que diez años antes este tipo negruzco sólo se daba con poca frecuencia (Buzzati-Traverso, por carta). En una población de *Cepaea hortensis*, Schnetter (1951) observó un aumento de un 16,2 por ciento en la frecuencia de caracoles amarillos sin bandas durante una serie de años (1942-1950) más calientes y secos del término medio. En muchos de estos cambios seculares hay una correlación bien definida entre ciclos climáticos y desplazamientos en las razones entre morfos, y tanto en *Drosophila* como en *Cepaea* hay una inversión cuando cambia la tendencia climática.

Tendencias a largo plazo. Algunos desplazamientos en las frecuencias de genes son tendencias a largo plazo que se prolongan durante considerable número de años. Cuando tal tendencia conduce a la fijación de un alele se denomina *polimorfismo transitorio* (Ford, 1940) y se define como la condición en la que un gene ventajoso en una población desplaza un alele previamente frecuente en un grado tal que el último sólo se conserva por mutación recurrente. Tal desplazamiento puede deberse a una de estas dos condiciones, o al origen por mutación (o inmigración) de un gene nuevo superior (que después se propaga por la población) o a un cambio rápido en el medio que se traduce en un cambio drástico de los valores selectivos de dos aleles concurrentes. La segunda alternativa parece que es la válida en la mayoría de las tendencias a largo plazo. El polimorfismo transitorio rara vez conduce a la fijación completa de un nuevo gene favorable en una especie previamente polimorfa. La mayoría de los casos de polimorfismo aparentemente transitorio no eran sino desplazamientos de un nivel a otro de polimorfismo equilibrado.

El factor selectivo que conduce a tal desplazamiento en la frecuencia de genes se comprende rara vez. Tal vez el caso mejor entendido sea el del denominado melanismo industrial (Hasebrock, 1934; Ford, 1955; Sheppard, 1961). En una serie de especies de polillas, el morfo normal verdoso o blanquecino se va sustituyendo en los distritos fabriles de Inglaterra y de Europa occidental, por formas negras u oscuras. En tanto que los morfos negros eran raros o no existían hace 100 años (antes de la industrialización) ahora lo que escasea son las formas claras. El desplazamiento, en algunos casos, es sorprendentemente rápido y requiere menos de 50 años. Esto indica una ventaja selectiva del gene oscuro que sube a veces a un 10-30 por ciento (Goldschmidt, 1947; Haldane, 1957). El gene oscuro, en la mayoría de los casos es dominante y parece ligeramente más viable en condiciones de laboratorio. Esto, sin embargo, no explica la magnitud de esta brusca ventaja selectiva. El enigma fue resuelto por Kettlewell (1956, 1961) que descubrió la fuerte destrucción por los pájaros de polillas adultas posadas en la corte-

za de los árboles. En las zonas sin manchar por humo, con los troncos de los árboles recubiertos de liquen, las polillas de color claro poseen una coloración críptica; en las zonas fuliginosas la ventaja se desplaza a las polillas negras. Sin embargo este hecho no da toda la respuesta. La forma melánica ha invadido también zonas estrictamente rurales en las que los troncos de los árboles siguen siendo verdosos y están recubiertos de liquen (por ejemplo, véase Rensch, 1960b). Es posible que se haya construido en las zonas industriales un genotipo fisiológicamente superior que ha podido propagarse a las zonas rurales a pesar de la falta de coloración críptica; o tal vez su genotipo se mantiene por un fuerte flujo de genes. El melanismo ocasional está muy extendido en muchas especies y géneros de polillas lo que indica que puede existir una superioridad básica de los heterocigotes. Sin embargo, el nivel particular en el que se estabiliza la razón de los genes depende en gran parte de las presiones de los pájaros que hacen presa sobre los dos fenotipos. Los desplazamientos observados en los modificadores de la dominancia refuerzan este argumento.

Las tendencias climáticas parecen ser responsables de otros desplazamientos de las razones de polimorfos observados en años recientes. La rápida difusión del hamster negro (*Cricetus*) en Rusia parece haber coincidido con una mejoría del clima y con otros cambios ecológicos (Gershenson, 1945). El morfo azul ("ganso azul") de *Anser caerulescens*, en la América ártica parece haber subido mucho de frecuencia en los 30 años últimos a expensas del morfo blanco o "ganso de nieve". Es bastante interesante el hecho de que la parte más meridional del ámbito de esta especie dimorfa parece estar ocupado por poblaciones en las que el gene azul ha conseguido fijarse. En el zorro rojo (*Vulpes*), dos genes ("Canadian" y "Alaskan") producen la coloración del "zorro plateado". Ambos han disminuido constantemente de frecuencia en tiempos históricos (Butler, 1947; Calhoun, 1950; Oksala, 1954). La disminución se ha atribuido a que se le ha cazado selectivamente, pero es muy improbable. Como la mayoría de la caza se efectúa con cepos y las pieles de color rojo tienen también un considerable valor comercial, es más probable que la disminución de los genes plateados esté correlacionada con la mejoría general del clima en el norte de América. El hecho de que los desplazamientos más intensos en la frecuencia del gene negro estén correlacionados con ciclos en la abundancia de las zorras, refuerza este supuesto. Muchas pruebas indican que existe una relación inversa entre la densidad de población y la frecuencia de los genes plateados. Las pruebas de cambios en la frecuencia relativa de morfos en varios animales de caza se han resumido por Voipio (1950), en particular para la zona feno-escandiana.

Las causas del desplazamiento de las razones entre morfos, en muchas especies de insectos, siguen aún entendiéndose mal. En el coleóptero mariquita *Harmonia axyridis*, la frecuencia del morfo *succinea* cayó en Sapporo

(Hokkaido) del 84 por ciento en 1923 al 43 por ciento en 1944 (Komai, Chino y Hosino, 1950; Fig. IX-3). En *Drosophila pseudoobscura* se produjo un aumento espectacular en la frecuencia de la disposición del gene Pikes Peak en California entre 1945 y 1961, que se tradujo en Yosemite en una subida desde casi cero a más del 10 por ciento a expensas de otras ordenaciones de genes (Dobzhansky, 1958), lo que confirma plenamente la naturaleza efímera de la pauta de distribución de estas ordenaciones de genes que había predicho Mayr (1945). Ives (1954) describió cambios equivalentes en *Drosophila melanogaster*. El caso mejor estudiado de desplazamiento en las razones entre morfos es el de la polilla tigre *Panaxia dominula*, de la que Sheppard (1951b, 1953a) ha estudiado varias colonias pequeñas y aisladas en el sur de Inglaterra. Un gene raro que produce el fenotipo "medionigra" en condición de heterocigosis subió de frecuencia desde 1920 a 1940, en una de estas estaciones, hasta alcanzar la frecuencia del 11,1 por ciento y desde entonces ha descendido constantemente hasta un nivel de un 3 por ciento. No se sabe por qué este gene, habitualmente desventajoso, era tan ventajoso antes de 1940.

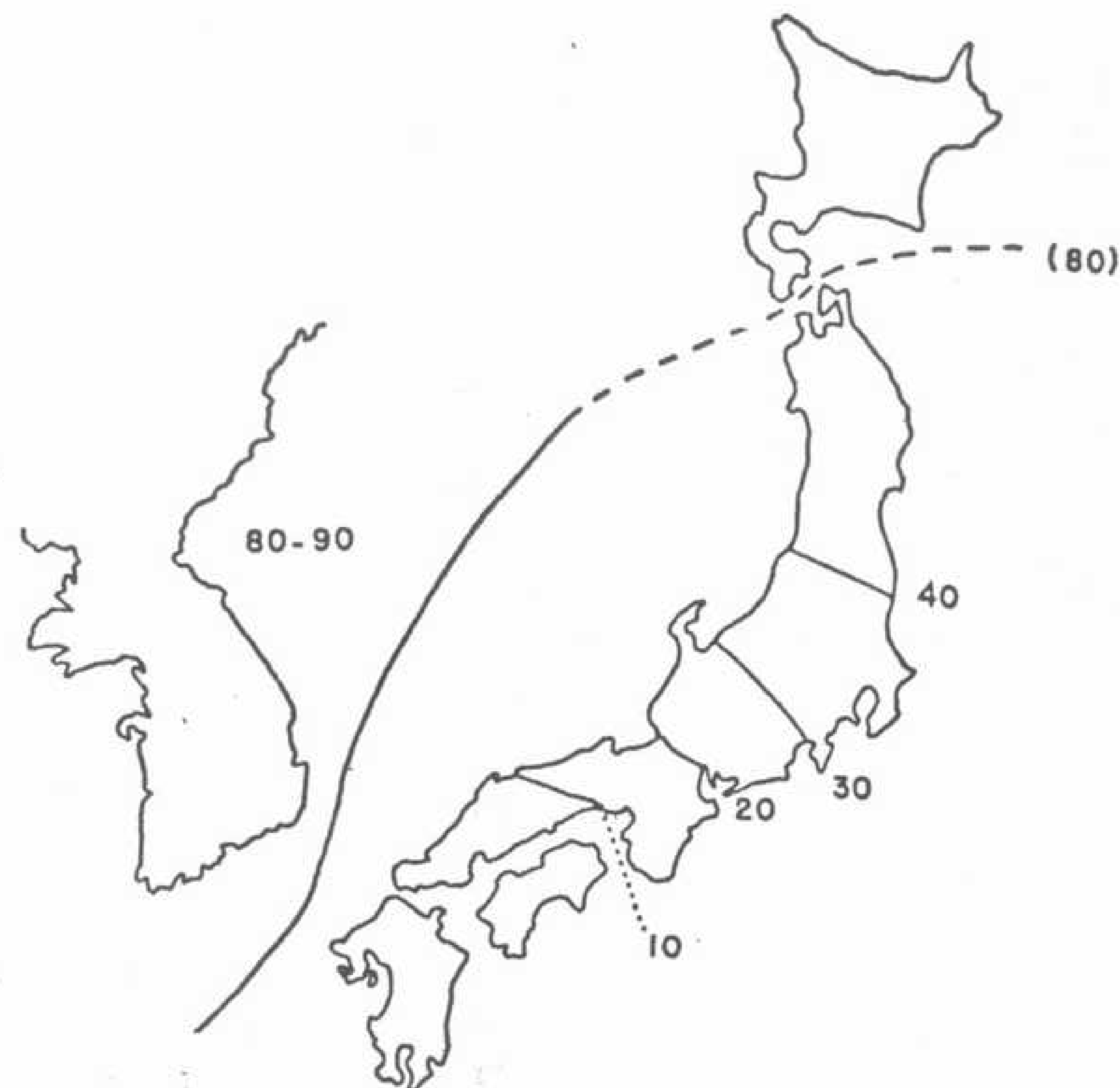


FIG. IX-3. Frecuencia (en tanto por ciento) del morfo *succinea* de *Harmonia axyridis* en el Japón y en el continente inmediato. Obsérvese la reducción regular del morfo de norte a sur. En la isla Hokkaido, al norte de la línea de puntos, la frecuencia cambió bruscamente entre 1923 y 1944 (véase el texto). (Según Komai, Chino y Hosino, 1950.)

Los casos citados de fuertes desplazamientos en las razones entre morfos se han seleccionado de una literatura extensa. Están más que compensados por las pruebas de la gran estabilidad de las razones de genes: de los grupos sanguíneos humanos, del *Cepaea* neolítico, de *Xiphophorus maculatus*, de *Sphaeroma serratum* y de muchos otros casos (pág. 225). He señalado previamente (Mayr, 1942) que algunas de las comunicaciones de la literatura ornitológica sobre polimorfismo transitorio en los géneros *Rhipidura*, *Coereba* y *Lybius* (véase también Benson, 1946) no pueden sostenerse con los datos disponibles.

Efecto estabilizador de las fluctuaciones del medio. Las fluctuaciones observadas en las razones de genes de muchas especies indican frecuentes inversiones de las presiones de selección, debidas a cambios en las condiciones ambientales. Estos cambios contribuyen a conservar la variación genética en poblaciones naturales, debido a que demoran considerablemente la eliminación total de un gene de una población. De hecho, incluso las fluctuaciones diurnas del medio pueden contribuir a aumentar la varianza genética de una población (Beardmore, 1961). La composición de un acervo de genes en un momento dado, rara vez refleja las presiones de selección en curso, debido a la inevitable demora en la respuesta a las fluctuaciones ambientales. Sin embargo, la eventual eliminación es inevitable a menos de que esté impedida por superioridad del heterocigote o por otros factores mencionados en este capítulo.

Diversidad del ambiente local

Mosaicismo ecológico. En las discusiones de la adaptación se suele hacer el supuesto simplificador de que el medio es uniforme, lo que, sin duda, nunca sucede. En la sección anterior hemos dado pruebas de la heterogeneidad del medio en el tiempo y ahora vamos a considerar la heterogeneidad en el espacio. Tendría, evidentemente, gran ventaja selectiva para una especie la capacidad de utilizar simultáneamente un cierto número de aspectos diferentes del medio. Como existe un límite para la tolerancia ecológica y para la eficacia de un genotipo dado, una población tendrá tanto más éxito cuanto más capaz sea de diversificarse genéticamente con el fin de ampliar la utilización de su medio y de propagarse por varios subnichos. Esto plantea el problema del mantenimiento de la coadaptación armoniosa del acervo de genes en tanto produzca un número de diferentes fenotipos cada uno especializado en un aspecto particular del medio.

Teorema de Ludwig. Se remonta a Darwin y sus predecesores la impresión entre los naturalistas de que resultaría ventajoso para una especie, poseer "variedades" utilizando diferentes subnichos. Cuanto más extendida y numerosa sea una especie tanto más probable le sería poseer tales variantes ecológicas. Esta tesis se situó sobre una base firme por los cálculos de

Ludwig (1950) de que un genotipo que utiliza un subnicho nuevo puede sumarse a la población aunque tenga menor viabilidad en el nicho normal de la especie. Levene (1953), Dempster (1955), y Li (1955b) han mostrado bajo qué circunstancias tal sistema de polimorfismo ecológico puede mantenerse sin superioridad de los heterocigotes.

Un posible caso de tal polimorfismo ecológico es el de las ordenaciones de genes en *Drosophila*. Mayr (1945), sugirió que nuevos tipos de inversión podrían ser "capaces de ocupar nichos ecológicos inaccesibles a otros miembros de la población ancestral". Dobzhansky encontró muchas pruebas (resumidas en 1951) en favor de la tesis de que cada ordenación de genes está adaptada a un subnicho diferente, dentro del habitat general de la especie. Por tanto, la máxima cantidad de este polimorfismo se encuentra en las zonas más favorables del margen de la especie (Capítulo XIII). Sin embargo, ésta no es sino una entre varias interpretaciones posibles. Carson (1958b) cree que la frecuencia de las ordenaciones de genes está regulada por seleción para la recombinación libre. White (1958) llama la atención sobre las notorias diferencias entre las especies: algunas sumamente eurioicas son monomorfas y otras sumamente polimorfas no muestran ninguna reducción del polimorfismo en poblaciones periféricas. Evidentemente, todavía no se ha dicho la última palabra sobre el significado ecológico del polimorfismo.

Substrato del polimorfismo. Una situación relativamente sencilla se presenta donde el polimorfismo fenotípico está correlacionado con un "polimorfismo del substrato". El caracol marino *Littorina obtusata* es sumamente polimorfo; presenta morfos de color amarillo uniforme, aceitunado negruzco, y con bandas. Sobre guijas o rocas claras recubiertas de lapas blanquecinas predomina el tipo amarillo. Sobre guijas o rocas oscuras recubiertas del alga marina *Fucus*, el tipo amarillo puede hacerse tan raro que desaparezca (Mayr, manuscrito). No se sabe mucho de los depredadores pero la falta de una fase de larva pelágica favorece el mantenimiento local de un fenotipo una vez establecido por selección. Mejor analizado está el conocido caso de los caracoles con bandas *(Cepaea)* de Europa que antes se citaba con frecuencia como caso de polimorfismo neutro (Mayr, 1942; Lamotte, 1951). Cain y Sheppard (1950) observaron una correlación estrecha entre ciertos morfos y habitats definidos, por ejemplo entre los amarillos sin bandas y las praderas de hierba corta, entre los caracoles rojizos sin bandas y los hayedos y entre los caracoles amarillos con bandas y los setos. Colonias de composición notoriamente distinta, a veces no distan sino pocos metros (Fig. IX-4).

El polimorfismo de sustrato totalmente regulado por la presión de animales de presa parece ser un método bastante pródigo de adaptación. Sin embargo, hay pruebas de que varios mecanismos mitigan mucho el efecto de los depredadores. Un mecanismo es la supervivencia diferencial de los diferentes genotipos, debido a diferencias fisiológicas; otro es la selección de habitat.

Selección de habitat por los genotipos. Si individuos de especies polimorfas de sustrato, se dispersaran al azar, se encontrarían en mayor peligro los que cayeran sobre un sustrato con un color de contraste. Una capacidad para elegir el fondo "conveniente" aumentaría tremendamente la probabilidad de supervivencia. Comienzan a acumularse pruebas de que existe tal selección de habitats por genotipos. Mencionaremos unos cuantos casos.

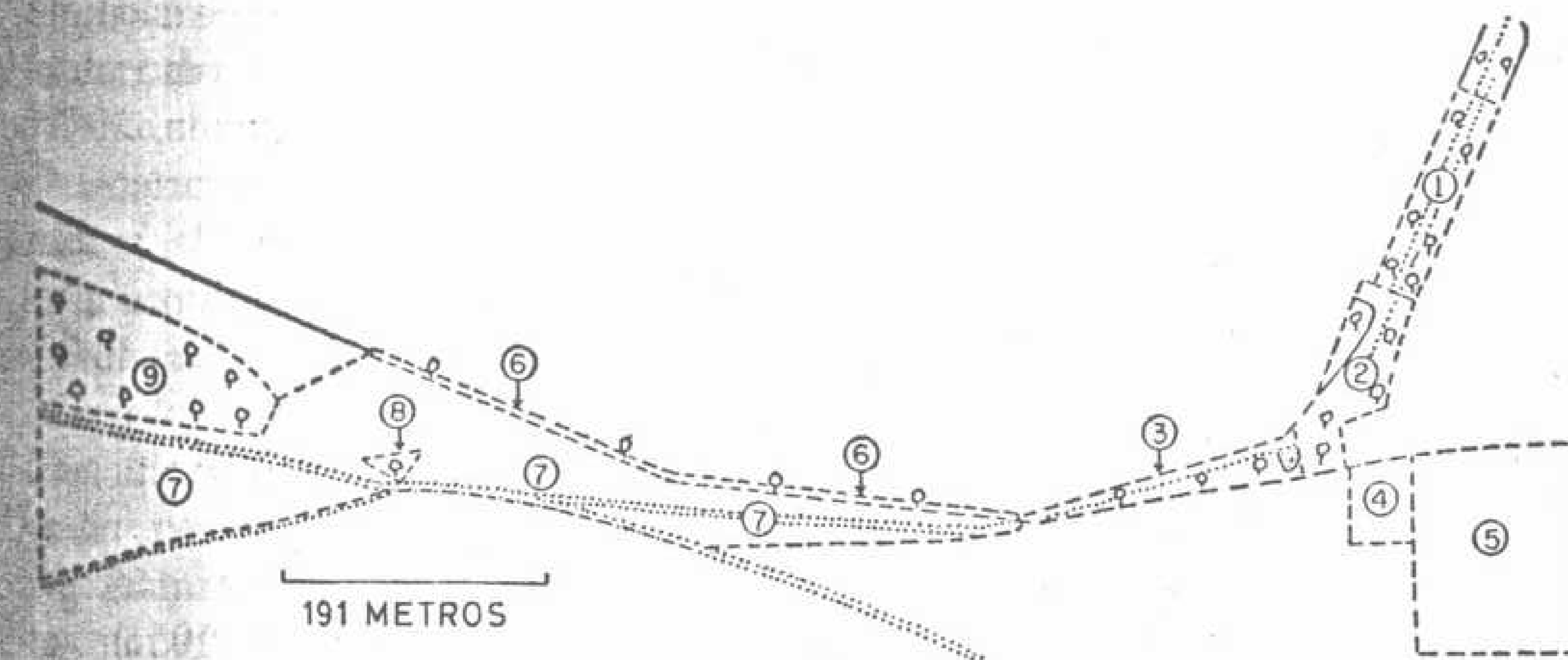


FIG. IX-4. Composición de poblaciones de *Cepaea nemoralis* en habitats vecinos en Wiltshire, Inglaterra. Las zonas 1, 2, 8, 9 son bosques de hayas; 5 y 7, prados, y 3, 4, 6, zonas intermedias. Los porcentajes de caracoles amarillos en las nueve zonas son: 1, 28,5; 2, 24,5; 3, 35,7; 4, 35,5; 5, 47,7; 6, 15,7; 7, 45,1; 8, 20,0; 9, 16,0. (Según Sheppard, 1952a.)

En una población polimorfa del isópodo *Asellus aquaticus* los individuos menos pigmentados tienen la máxima preferencia para la oscuridad y a la inversa, los individuos más claros muestran la máxima repugnancia para buscar lugares oscuros (Janzer, 1950). La pertinencia de esta observación para el origen de las adaptaciones de especies cavitarias es evidente (Janzer y Ludwig, 1952), si bien conviene no exagerar la importancia de este factor (Kosswig, 1944). En *Cepaea hortensis* un nuevo habitat, una zanja herbosa, se coloniza casi exclusivamente por los individuos sin bandas amarillas procedentes de una población adyacente mixta (Schnetter, 1951). Los ensayos de preferencia en el laboratorio rinden considerables diferencias entre los fenotipos de *Cepacea*. Los *hortensis* amarillos sin bandas prefieren una temperatura de 20°; los caracoles con cinco bandas la de 17°. Los *nemoralis* amarillos con tres bandas prefieren una temperatura media de 20° y los rojos con tres bandas, de 14°. Existen diferencias considerables en actividad entre los diversos genotipos cuando se les expone a diferentes condiciones de temperatura, humedad y luz (Sedlmair, 1956). Cumber (1949) observó que los abejorros, *Bombus agrorum*, que visitan las flores profun-

das de *Symphytum officinale* tienen un mentón largo, de 345 a 413 (376) micras, mientras que otros ejemplares de la misma localidad y estación, que visitan flores más someras de *Epilobium hirsutum* poseen un mentón corto de 268 a 365 (311) micras. En este caso puede implicarse un condicionamiento. Las diferencias en la selección de habitat de diferentes mutantes de *Drosophila melanogaster* han sido establecidas por Waddington, Woolf, y Perry (1954). Una selección del sustrato utilizable se produce siempre que el fenotipo no esté determinado por diferencias genéticas como en el caso de ciertos hemípteros (Popham, 1942) y saltamontes (Ergene, 1955), donde el color del adulto se determina durante la última fase larvaria.

Cuando se encuentran varios morfos en diferentes subnichos de la misma área con frecuencias distintas, no siempre es posible determinar si el hecho se debe a selección de habitat, a mortalidad selectiva o a ambas causas. Por ejemplo, en el coleóptero *Harmonia axyridis* en el sur del Japón, el morfo *conspicua* se da sobre los pinos con una frecuencia de 12 a 31 por ciento, y sobre trigo con una frecuencia de 40 a 62 por ciento, mientras que el morfo *axyridis* es más frecuente sobre el pino (20 a 33 por ciento) que sobre el trigo (7 al 11 por ciento) (Komay y Hosino, 1951).

Cuanto más de cerca se estudia una especie, más probable es encontrar pruebas de polimorfismo ecológico o de variación ecológica gradual. Esta variación, en gran parte, se ignora por los ecólogos, la mayoría de los cuales discuten las exigencias ecológicas de las especies de un modo estrictamente tipológico.

Formas sexuales, sociales y otras formas especiales de utilización diferencial de nichos. Muchas formas de polimorfismo, como el dimorfismo sexual, tienen una significación selectiva primaria que no está relacionada con la diversidad del nicho. Sin embargo, secundariamente puede servir para mejorar la utilización del nicho. Rand (1952) ha recogido numerosos ejemplos de especies de aves en las que el macho y la hembra difieren de tamaño, morfología del pico y costumbres alimenticias o migratorias de un modo tal que reducen al mínimo la competencia entre los sexos, con lo que consiguen que la especie posea un universo ecológico más dilatado. Amadon (1959) ha añadido más ejemplos. Entre los insectos, gran parte de esta diversidad ecológica se consigue sin ayuda de variación genética. Por ejemplo, las larvas de la mayoría de los insectos viven en un nicho diferente de los adultos. La especialización de casta entre los insectos sociales (obreras, soldados, formas sexuales) asimismo se produce de modo agenético en casi todos los casos. Constituyen una excepción las abejas sin aguijón *(Melipona)* en las que la casta está determinada por factores genéticos (Kerr, 1950). En ciertas especies de organismos marinos resulta ventajoso, en ciertas condiciones ecológicas, desplazarse de la separación normal de sexos (gonocorismo) hacia el hermafrotidismo. Ambos tipos pueden darse polimórficamente en la misma población (Bacci, 1949, 1955a). La razón entre estos dos ti-

pos, determinados genéticamente, varía geográficamente y parece ajustada por selección natural. Lo mismo vale para la razón entre individuos neoténicos a individuos con metamorfosis en algunas poblaciones de *Ambystoma tigrinum* (Dunn, 1940). En la polilla pirálida *Acentropus niveus*, se dan tanto hembras que vuelan como que no vuelan. La hembra que no vuela es acuática y hace sobresalir la abertura genital de la película superficial del agua para desencadenar la copulación. Las larvas se alimentan de plantas sumergidas (Beirne, 1952). En todos estos casos se permite una utilización distinta del medio por la diferente adaptación de los genotipos.

Polimorfismo mimético. En muchas especies de mariposas, en su mayoría tropicales, se dan varios tipos de color dentro de una misma población, cada una de los cuales mimetiza una especie distinta de mal sabor (su "modelo") y así consiguen protegerse de las aves insectívoras. Tal mimetismo trabaja mejor cuando el animal imitador es bastante más raro que el modelo para impedir el desarrollo del contracondicionamiento. La frecuencia de las mariposas como alimentos de aves y la rapidez de condicionamiento de las aves contra la presa de mal sabor están lo suficientemente bien establecidas por observación y experimentación, para disipar todas las dudas respecto a la base selectiva del polimorfismo mimético. Se han publicado varios estudios esclarecedores de este fenómeno en la literatura reciente (Cott, 1940; Ford, 1946, 1953; Sheppard, 1958; Clarke y Sheppard, 1960b). En el género *Papilio* sólo las hembras son miméticas; en algunos otros géneros pueden ser miméticos los dos sexos. Un buen ejemplo es la mariposa ninfálida *Pseudocraea eurytus*, en la que Carpenter (1949) reconoció treinta y tres formas de color, cada una de las cuales mimetizaba alguna especie del género acreido *Bematistes*. El macho y la hembra *Pseudacraea* suele imitar diferentes modelos. Doce o más formas de *Pseudacraea* pueden coexistir en una misma localidad. Si, en circunstancias especiales, el modelo se hace más raro que la especie mimética, esta última puede "frag-

TABLA IX-3. *Relación inversa entre la frecuencia de mimetismo y la precisión de mimetismo en* Pseudocraea eurytus *en islas del lago Victoria* (según Carpenter, 1949)

Localidad	*Frecuencia del mimetismo en la asociación modelo-mimético (por ciento)*	*Frecuencia de variantes desviadas entre miméticos (por ciento)*
Tierra firme	18	4
Isla Damba	62	35
Isla Bugalla	73	56
Isla Kome, 1914	23	51
1918	68	54
Isla Buvuma	43	28

mentarse". Como resultado de la presión relajada, se rompe la precisión del mimetismo y una parte considerable de la población consiste en intermedios entre tipos por lo demás acusadamente discontinuos. Así ha sucedido en *Pseudacraea* en algunas islas del lago Victoria (Tabla IX-3). Esto demuestra, en contra de lo que defiende Goldschmidt (1945), que la selección actúa continuamente construyendo la precisión de tipos miméticos y manteniendo la discontinuidad entre ellos. Incluso, aunque el polimorfismo se haya establecido originalmente por pequeños pasos mutacionales en alguna población local de *Papilio dardanus*, está ahora regulado por unos contados genes conmutadores principales. Sin embargo, cuando se cruzan diferentes razas geográficas se establecen series de intermedios entre los morfos (Clarke y Sheppard, 1959, 1960a,b). Esto demuestra que la discontinuidad estricta de los morfos dentro de una población es el resultado de la selección del apropiado fondo genético. Se pierde la definición acusada cuando se mezclan dos de tales complejos poligénicos procedentes de diferentes regiones.

En la región Holoártica tenemos el caso interesante de las moscas de la especie *Volucella bombylans* que se asemeja a varias especies de abejorros *(Bombus)*. El polimorfismo fue mostrado por Gabritschevsky (1924) que demostró que se debe a tres aleles, cada uno de los cuales domina al otro en el orden *b*, *p*, *h*. El fenotipo de *b* es semejante al de *B. lapidarius*, el de *p* es semejante al de *B. hortorum* y el de *h* es semejante a *B. agrorum*, *montanus* y otros. En el Cáucaso los diversos morfos de *Volucella* están exactamente coloreados como las especies locales de *Bombus* y lo mismo sucede en Norteamérica (Johnson, 1916, 1925) donde son imitadas varias especies, como *B. pennsylvanicus* y *B. ternarius*.

El polimorfismo en el plumaje de las hembras del cuco *(Cuculus)* se atribuye por varios autores (Voipio, 1953) a mimetismo porque un tipo de plumaje se asemeja al cernícalo *(Falco tinnunculus)*, y el otro al gavilán *(Accipiter nisus)*. Las denominadas "razas de huésped" en los huevos de cuco no constituyen, sin embargo un caso de polimorfismo (Southern, 1954).

Todos los casos discutidos en esta sección tienen en común dos aspectos: los fenotipos visibles son directamente adaptativos y coexisten en la misma población. Se desconoce casi siempre en qué grado la superioridad de los heterocigotes contribuye al mantenimiento del polimorfismo. Es concebible que la frecuencia relativa de varios morfos está en algunos casos regulada por factores que dependen de la densidad y que operan separadamente sobre los diversos morfos, de un modo que los morfos raros se ven favorecidos por selección.

Naturaleza adaptativa del polimorfismo. Existe una gran diversidad en las formas de polimorfismo discutidas en la sección anterior y no se ha propuesto todavía ninguna clasificación coherente de tipos de polimorfismo (Williamson, 1958). Esto da lugar a varias dificultades terminológicas. Dob-

zhansky (1951) ha señalado correctamente que, en la mayoría de los casos observados de polimorfismo, es totalmente imposible determinar sin pruebas experimentales qué es lo que se debe a superioridad de los heterocigotes (polimorfismo equilibrado en sentido estricto), lo que se debe a mutación y a presión de inmigración y qué es lo que se debe a un equilibrio selectivo de los fenotipos (efecto de Ludwig). Sin embargo cualquiera que sea el mecanismo, "el polimorfismo... o cualquier otro tipo de diversidad de formas simpátridas aumenta la eficacia de la explotación de los recursos del medio por la materia viva". Dobzhansky califica al polimorfismo de fenómeno "adaptativo". Cain y Sheppard (1954) han puesto en duda si una especie con polimorfismo está "mejor adaptada" que una especie que carece de él y si es legítimo señalar tal polimorfismo como "adaptativo". Hay, como se ha señalado antes, muchas definiciones posibles del término "adaptativo" pero especies con polimorfismo ecológico poseen dos atributos que contribuyen a su adaptación. En primer lugar, como ha señalado Dobzhansky, su mayor diversidad genética le permite utilizar el medio mejor y más por completo. Esta afirmación cuenta con el apoyo de pruebas de observación y experimentales. Las poblaciones cromosómicamente polimorfas de *Drosophila pseudoobscura* producen más moscas y más biomasa en condiciones típicas que las poblaciones monomorfas. Así sucede igualmente cuando pululan las larvas y no los adultos (Beardmore, Dobzhansky y Pavlovsky, 1960) y cuando las larvas no se aglomeran y sí los adultos (Dobzhansky y Pavlosky, 1961). Además, una población polimorfa, por estar compuesta de una serie de genotipos distintos cada uno especializado de un modo ligeramente distinto, está mejor amortiguada contra posibles desplazamientos de las condiciones ambientales. Finalmente, la diversidad genética y ecológica constituye una ventaja en la concurrencia tanto intra como interespecífica. Cuanto más difieran los genotipos en sus exigencias menos compiten unos con otros. No debe olvidarse que un aumento en la diversidad de genotipos en una población aumenta la capacidad de ella para competir con otra especie. Basándose en todos estos argumentos parece completamente legítimo considerar el polimorfismo ecológico como un fenómeno adaptativo. El polimorfismo se basa y está producido por mecanismos genéticos definidos, como son genes para la selección diferencial de nicho y heterosis de los heterocigotes. Una población que no haya respondido a la selección para tales mecanismos, y que por ello carezca de diversidad polimorfa, está adaptada de modo más estrecho, más especializado y por ello es más vulnerable hasta el exterminio. La existencia extendida de mecanismos genéticos que producen y mantienen el polimorfismo, se debe dirctamente a la selección y es en ella misma un componente de la adaptabilidad. Parece apropiado, por ello, hablar de "polimorfismo adaptativo".

Considerando las ventajas de todas las formas de polimorfismo que conducen a diversidad ecológica, sorprende que no esté más difundido. En mu-

chos casos tal vez no esté incorporado al acervo de genes, teniendo en cuenta la carga genética que añade (pág. 267). En otros casos, las convenientes mutaciones no se han producido en el momento oportuno. Además, no es el polimorfismo el único modo de responder al desafío del medio, porque muchos de los especializados ecológicos parecen igualmente bien adaptados (Capítulo XIV). Aunque reste un número de cuestiones sin resolver relativas al polimorfismo ecológico, hay un punto que parece bien establecido: la diversidad de los factores ambientales favorece la diversidad genética de poblaciones y ello contrarresta la pérdida de variación genética.

Diversidad del margen de especies

Para simplificar la exposición, hemos procedido hasta este momento como si cada población fuera un sistema completamente cerrado. Sin duda no es así. En realidad, como se mostrará en los Capítulos XIV y XVII, la fuente más importante de variabilidad genética, en todas las poblaciones excepto en las más aisladas, es la inmigración de genes procedentes de otras poblaciones adaptadas localmente, cada una de las cuales tiene una dotación algo distinta de genes. Tal flujo de genes no sólo introduce otros nuevos, sino que restablece los que se habían perdido temporalmente durante una catástrofe o debido a casos de desmuestre. La cantidad de flujo de genes está determinada por el sistema de reproducción de la especie de que se trate, tema que se discutirá en el Capítulo XIV.

Apareamientos con elección o bien fortuitos

La existencia de preferencias definidas en la elección de pareja puede afectar las frecuencias de los genes. La homogamia, la preferencia por una pareja con fenotipo similar, tenderá a favorecer la reproducción dentro de una estirpe y a la producción de homocigotes para los genes que regulan la parte del fenotipo implicado en la homogamia. A igualdad de otras circunstancias, esto facilitará la exposición de genes en condición homocigótica a la selección natural, lo que, a su vez puede afectar la frecuencia de genes.

Relación inversa entre adaptación y frecuencia de genes

El alele más raro suele estar en desventaja selectiva no sólo debido a ser "intrínsecamente" inferior sino, también, porque el resto del genotipo (el fondo genético) está seleccionado continuamente, para elevar al máximo la adaptación del alele más común. La mayoría de los recesivos perjudiciales ilustran esta regla. Sin embargo, existen situaciones en las que el gene raro está favorecido por la razón misma de serlo. Tal propiedad ayu-

daría automáticamente a mantener una variación genética en una población en que se produzca. Haldane (1949c, 1954a) ha señalado que así pudiera suceder con "genes de resistencia a enfermedades". Se seleccionan patógenos que vencen los anticuerpos y estas mutaciones se verán favorecidas en los patógenos que sean capaces de contender con los genes formadores de anticuerpo más frecuentes en el organismo huésped. Tendrán mayor supervivencia en una epidemia, los huéspedes que posean genes raros formadores de anticuerpo a los que el patógeno todavía no se haya "adaptado".

Un gene más raro se verá también favorecido si varios genotipos difieren algo en sus exigencias ecológicas y si cada uno obedece a factores dependientes de la densidad, independientemente de los otros genotipos. Como modelo podemos postular dos genotipos en *Drosophila*, de los cuales uno esté favorecido en la parte seca y otro en la parte húmeda del medio alimenticio. La mortalidad aumentará en la parte más poblada del medio nutritivo. El efecto de la frecuencia relativa de supervivencia ha sido destacado por Teissier (1954), que señala que desplazamientos en la adaptación con cambios de frecuencia permiten un polimorfismo que no está mantenido por una superioridad de los heterocigotes. La existencia de un equilibrio de genes independiente de la superioridad de los heterocigotes ha sido demostrada análogamente por Lewontin (1958). Ya se ha visto que una mezcla de genotipos aumenta el rendimiento en plantas (Gustafsson, 1953). La importancia relativa que este mecanismo tiene para el mantenimiento de la diversidad genética de poblaciones se desconoce por completo; sin embargo, es evidente que donde quiera que se produzca contribuye a la diversidad del acervo de genes.

Carga genética

Nuestra revisión de mecanismos que impiden la pérdida de la variabilidad genética ha revelado que existen, de hecho, numerosos dispositivos que contrarrestan en mayor o menor grado las tendencias homogenizadoras de la selección natural. Sin embargo, la plasticidad evolutiva que estos mecanismos proporcionan a la población se compran a un precio. El almacenamiento de genes da lugar, por recombinación en cada generación, a la segregación inevitable de un número apreciable de genotipos inferiores. La diferencia entre la adaptación media real de la población y el valor postulado de un genotipo con adaptación máxima se denomina carga genética de la población. Se podría denominar a esta carga "el precio del potencial evolutivo", dado que los mecanismos que generan variación genética (como son la mutación o el flujo de genes) y que protegen corrientemente a los genes perjudiciales contra la eliminación son los responsables de esta carga.

Haldane (1937) parece haber sido el primero que llamó la atención sobre

el problema de la carga genética y que evaluó su tamaño. Muller (1950a), Dobzhansky (1955b, 1957a), Crow (1958, 1960), Kimura (1960) y otros autores recientes han contribuido a nuestra comprensión del problema. Se han distinguido seis o siete tipos de carga genética por estos autores, pero pueden clasificarse en tres grupos *A*, *B*, *C* (véase luego). En primer lugar, se puede distinguir entre el precio de poseer un potencial evolutivo y el precio del cambio evolutivo. La carga genética causada por el potencial es el resultado de la selección estabilizadora que elimina todos los genotipos inferiores. Por ejemplo, en el caso de un gene recesivo perjudicial *a*, los homocigotes *aa* son, en cierto grado, un despilfarro reproductor y disminuyen la adaptación general de la población. Si *a* es letal, los homocigotes *aa* constituyen una pérdida total. Tal carga genética existe, incluso en un medio completamente estable. Este precio del potencial evolutivo está compuesto del "aumento de carga" (A) y de la "carga equilibrada" (B). Por otra parte, tenemos el costo del cambio evolutivo, denominado por Kimura (1960) la "carga sustitucional" (C).

A) *Aumento de carga.* Esta carga está producida por la presencia de aleles inferiores en un acervo de genes debido a mutación e inmigración. La selección natural reduciría esta carga muy rápidamente, si no se renovara de continuo y si muchos de estos genes no estuvieran protegidos temporalmente (véase la parte anterior de este Capítulo).

1) *Carga mutacional.* Consta de mutaciones perjudiciales recurrentes y ha sido descrita por Muller (1950a) de modo maestro en su ensayo "Our Load of Mutations" ("Nuestra carga de mutaciones"). Haldane (1937) ha mostrado que la adaptación de la población se reduce en una cantidad aproximadamente igual a la suma de todas las velocidades de mutación.

2) *Carga de inmigración.* Se trata de la incorporación a un acervo de genes ajenos que pierden adaptación en su nuevo medio genético. Carece de importancia que estos genes hayan sido ventajosos o perjudiciales en su medio anterior. La carga de compensación en el hombre (Li, 1953; Lewentin, 1953) y fenómenos raros semejantes se traducen en el aumento renovado de genes perjudiciales en el acervo de genes de la generación siguiente y tal vez lo mejor sea incluirlos en el aumento de carga.

B) *Carga equilibrada.* La frecuencia de genotipos inferiores producidos por algunos loci es demasiado alta para ser explicada por el aumento de carga. Crow (1948), Lerner (1954), Dobzhansky (1955b, 1959a) y Wallace (1958) han llamado la atención sobre otra fuente de tales variantes, denominada por Dobzhansky la "carga equilibrada". Esta carga se debe al hecho de que la selección favorece un equilibrio alélico y epistático de genes que por recombinación y segregación produce genotipos inferiores en cada generación. También aquí pueden distinguirse diferentes subtipos (Crow 1958). Una carga equilibrada se crea por muchos de los dispositivos protectores estudiados en este capítulo, como son la adaptación a la heteroge-

neidad del medio (efecto de Ludwig), la ventaja selectiva de genotipos raros, los genes para una dispersión fuerte, los genes para la elección negativa de pareja, etc. (Los genes responsables de trastornos de las razones de segregación probablemente convenga, por definición, incluirlos también en este grupo). De hecho, cada uno de los dispositivos para acumular variabilidad genética (Tabla IX-4) causa una carga genética por sí misma. Los mejor conocidos son:

TABLA IX-4. *Protección de la variación genética de su eliminación por selección*

1. Dispositivos citofisiológicos y de desarrollo.
   a) Recesividad completa.
   b) Control de penetrancia y expresividad.
   c) Superioridad de los heterocigotes.
   d) Impedimento de la recombinación libre.
2. Factores ecológicos.
   a) Ineficacia de la selección natural.
   b) Cambios de la presión de selección con el tiempo.
   c) Mosaicismo del medio local (efecto de Ludwig).
   d) Variación geográfica del medio y flujo de genes.
   e) Heterogamia (emparejamiento electivo inverso).
   f) Ventaja selectiva de genes raros.

1) *Carga desventajosa de homocigotes.* Esta carga está causada por la segregación * de homocigotes inferiores en loci en los que los heterocigotes tienen mayor adaptación que ninguno de los homocigotes. Cada caso de polimorfismo crea tal carga de segregación. Hemos mencionado (pág. 248) casos como los de *Drosophila tropicalis* o *Anopheles quadrimaculatus*, en los que la carga genética de un solo gene o supergene asciende al 20-50 por ciento.

2) *La carga de incompatibilidad.* En los mamíferos, esta carga está causada por una interacción antigénica perjudicial entre el embrión y su madre, debida a incompatibilidades de los genotipos. Un embrión humano de los grupos sanguíneos A o B tiene al parecer un peligro de muerte un 10 por ciento superior cuando su madre es del grupo O que cuando es de su propio grupo sanguíneo. La cantidad de muerte prenatal debida a incompatibilidad en el locus ABO se estima de un 2,4 por ciento (Crow y Morton, 1960). Esta letalidad conduciría rápidamente a una eliminación de los genes más raros si no estuviera compensada por otros factores, probablemente una superioridad selectiva de los heterocigotes.

3) *Carga de heterogeneidad ambiental.* Véase antes (págs. 252 a 264).

La proporción entre aumento de carga y carga equilibrada. El problema

* La carga mutacional probablemente está expuesta a selección por la segregación de homocigotes recesivos. Por consiguiente, lo mejor es no llamar a ninguna de estas cargas "segregativas"

de la importancia relativa de los dos tipos de carga (A y B) para la carga genética total, sigue sin resolver. Las opiniones difieren sobre todo en lo que respecta a las contribuciones respectivas de las cargas mutacional y equilibrada. En la literatura están representados tres puntos de vista:

1) Virtualmente, toda la variación genética de las poblaciones se debe a recesivos perjudiciales descubiertos en los homocigotes. Las cargas equilibradas son despreciables.

2) La contribución a la varianza genética que hacen la gran mayoría de los loci se debe a la carga mutacional. Sin embargo, existen unos cuantos genes o supergenes supradominantes que pueden hacer una contribución importante a la varianza genética. Crow (1952) expone esto con las siguientes palabras:

> La depresión por reproducción dentro de la población y la recuperación por cruzamiento son hechos que se deben principalmente a loci en los que el alele favorable domina y los recesivos son menos frecuentes. Por otra parte, la varianza de poblaciones heterocigotes y las diferencias entre distintos híbridos se deben principalmente a loci con frecuencias de genes intermedias. Parece probable que tales loci se deban a heterocigotes selectivamente superiores, pero hay otras varias posibilidades.

La importancia de los supergenes supradominantes se ha demostrado de modo particularmente claro por Dobzhansky y Pavlovsky (1960). Está además confirmada por la gran frecuencia de especies en la naturaleza con algún tipo de polimorfismo.

3) Una gran proporción de loci son supradominantes, particularmente los que poseen poligenes o lotes de isoaleles. En consecuencia, la mayoría de la varianza genética se debe a polimorfismo equilibrado.

Este punto de vista fue adelantado por Lerner (1954), Dobzhansky (1955b, 1959a) y Wallace (1958). Una formulación extrema de esta opinión es la expuesta por Wallace:

> Tenemos la impresión de que en cada locus existen combinaciones heterocigóticas de aleles que, por término medio, dan lugar a individuos de viabilidades superiores o de mayor adaptación que las de las combinaciones homocigóticas de los mismos aleles. Sometidos a las limitaciones impuestas por la eliminación fortuita de aleles, por el emparejamiento de parientes próximos, y por el número finito de aleles en un locus, tenemos la impresión de que la proporción de la heterocigosis entre loci de genes de individuos representativos de una población tiende hacia el 100 por ciento.

Las discusiones de la literatura reciente descubren que es muy difícil decidir entre las tres alternativas (o al menos entre la segunda y tercera), y las dificultades son tanto de concepto como de tipo técnico. La principal dificultad conceptual resulta de la definición de carga genética como "la cantidad en que la adaptación media de la población es inferior a la de [la de un individuo con] la composición genotípica óptima". ¿Esta definición (y las variantes de ella) no remite al primitivo concepto mendeliano de una población ideal que consta de un genotipo homocigote uniforme? ¿La adaptación de una población sumamente heterótica no puede ser máxima a pesar de la producción de un gran número de homocigotes perjudiciales? Para mí, al menos, es como si esta definición de carga genética careciera de sentido en lo que se refiere a la carga equilibrada. Los dos rasgos de la supradominancia, la mayor adaptación de los heterocigotes y la nocividad de los homocigotes son dos aspectos de un solo fenómeno y no pueden segregarse como *la* carga genética.

Existe una segunda dificultad. El concepto de carga genética se basa en la situación de la especie humana, donde la conservación de cada individuo tiene un valor ético. En las especies animales y vegetales donde puede perderse un enorme porcentaje de los cigotes (en todos salvo casos contados), la producción de un genotipo óptimo para los escasos supervivientes puede estar favorecida por selección, aun cuando esto se verifique a expensas de los perdidos. ¿No es una estrategia sana para el acervo de genes arriesgarse en el juego, considerando su gran número de fichas? Hay todas las razones para creer que la composición de la carga genética difiere en las especies con distintos potenciales de reproducción. Una especie como la humana evidentemente no puede soportar una carga equilibrada tan alta como *Drosophila*. Una situación análoga se da en *Anopheles quadrimaculatus*, donde los homocigotes de la ordenación de un gene dado que resultan letales sería intolerable en el hombre. Este solo factor determina una mortalidad del 50 por ciento. Incluso el gene falciforme de las regiones con malaria tropical de África no se acerca a una mortalidad tan alta. Una especie con una descendencia tan poco numerosa como la humana, evidentemente sólo puede soportar una carga equilibrada mucho menor que la de una especie tan fecunda como *Drosophila melanogaster*. Esto no significa sino que, comparativamente, pueden segregarse pocos homocigotes verdaderamente perjudiciales o letales.

A la complejidad del problema contribuyen dificultades técnicas. Los genéticos de laboratorio que reducen al mínimo el papel de la carga equilibrada tienden a hacer inconscientemente algunos supuestos, como los siguientes:

a) que las poblaciones están cerradas y que el aumento de carga puede medirse en términos de mutaciones.

b) que la mutación promedia está bien representada por las mutaciones muy penetrantes notorias y perjudiciales usadas por el genético de laboratorio (por ejemplo me parece dudoso que puedan usarse las frecuencias de la sordomudez, de la distrofia muscular y de la deficiencia mental como claves para la frecuencia de loci heteróticos en el hombre);

c) que los genes y genotipos tienen coeficientes de selección relativamente constantes o absolutos;

d) que las frecuencias de genes corrientes reflejan estados constantes más bien que condiciones desequilibradas causadas por cambios continuos en los medios físico, biótico y genético, cambios con los que la selección no ha sido capaz de enfrentarse debido a la inercia del complejo de genes.

Con demasiada frecuencia se olvida en estas discusiones que la contribución a la carga genética hecha por supergenes puede ser muy diferente de la de los genes. La mayoría de los cálculos que demuestran una gran carga de segregación se basan en un estudio de supergenes que se sabe que son supradominantes. Aquí, por definición, los homocigotes poseen una adaptación inferior. La mayoría de los cálculos que demuestran una elevada carga de mutación (y una carga equilibrada menor o inexistente) se basan en el estudio de loci que portan letales recesivos o perjudiciales recesivos. La mayoría de estos cálculos (no en el hombre) se basan en el estudio de pequeñas poblaciones cerradas en condiciones ambientales constantes. Dado que el monomorfismo en ocasiones se favorece en estas condiciones (véase, por ejemplo, Lewontin, 1958) no nos dice mucho de las condiciones óptimas en poblaciones abiertas. Finalmente también se olvida con frecuencia que la contribución numérica a la varianza genética (y por consiguiente a la carga genética) hecha por un solo locus hiperdominante puede ser cientos de veces superior a la contribución hecha por el locus recesivo o semidominante medio. La razón entre carga mutacional y carga equilibrada no viene dada por la razón entre loci recesivos y supradominantes.

El tiempo, en último término, dará la respuesta. Es evidente que ninguna población puede mantener simultáneamente demasiados genes supradominantes o supergenes. Ésta puede ser muy bien la razón por la que los heterocigotes dobles con frecuencia tienen una adaptación menor. Fisher (1958) observó que los heterocigotes dobles para los loci polimorfos en el saltamontes *Paratettix texanus* tenían una desventaja del 40 por ciento. Lewontin y White (1960) observaron análogamente una interacción negativa de ordenaciones de genes heterocigóticos en dos cromosomas distintos del saltamontes *Moraba scurra*. Las pruebas de interferencia entre ordenaciones de genes se han descubierto también por Wallace (1954a) y, sin embargo, en individuos de *Drosophila subobscura* y de *D. willistoni* se ha observado que son heterocigotes para un número notablemente elevado de distintas ordenaciones de genes (hasta 16). Existen otros modos de reducir al mínimo la carga debida a homocigotes perjudiciales. Una es acumular un gran número de isoaleles en muchos loci de modo que el número de homocigotes $1/n$ se mantenga en un valor mínimo. Otro modo es seleccionar para un aumento en la viabilidad de los homocigotes para reducir el contraste en la adaptación. En vista de la carga evidente causada por loci intensamente supradominantes, resulta muy probable que la mayoría de la heterocigo-

sidad en poblaciones que no se deba a carga mutacional, se debe, bien al efecto de Ludwig, o a la inmigración de genes que impliquen loci sumamente polialélicos.

La aptitud de las poblaciones (incluso de las cerradas) para responder a la selección, la gran cantidad de variación genética que resta cuando se agota la respuesta fenotípica, y la varianza genética, mucho mayor en las poblaciones abiertas que en las cerradas, son tres factores que me indican que existe una reserva de variación genética mucho más rica que la que se dispondría si la carga genética fuera esencialmente sólo una carga mutacional.

C) *El precio de la evolución.* La carga genética hasta ahora estudiada resulta de la acción de la selección estabilizadora en un medio estable. Se añade una nueva carga siempre que la selección dirigida favorezca la sustitución de un gene existente por un alele nuevo. Todo cambio evolutivo impone tal carga de sustitución. Debemos a Haldane (1957) haber planteado este problema y haber calculado sus consecuencias. Kimura (1960) ha confirmado y extendido los descubrimientos de Haldane.

El precio de la sustitución de una alele en una especie (o población) por uno nuevo es muy considerable. El número de muertes necesario para llevar a cabo este proceso es (dentro de un amplio margen) independiente de la intensidad de la selección. Sumado durante todas las generaciones este número es aproximadamente entre cinco y quince veces el número total de la población de cada generación. Haldane y Kimura están de acuerdo en dos conclusiones algo inesperadas:

1) La sustitución de un gene por otro, debido a gran número de muertes genéticas, es un proceso lento. Haldane calcula que requiere un promedio de 300 generaciones por sustitución.

2) El número de loci en los que puedan sustituirse simultáneamente genes es bajo. Kimura calcula que no pueden implicarse a la vez más de una docena de loci o que en caso contrario la población se pone en peligro.

Estos cálculos del precio de la evolución llevan a la conclusión de que el cambio evolutivo normalmente es un proceso extremadamente lento. Si dos especies difieren en 1 000 loci, Haldane calcula que necesitaríamos al menos 300 000 generaciones para completar la especiación. Para muchos organismos que tienen varias generaciones por año este cálculo es, con seguridad, una tasación mínima. Pero Haldane también cree "que la velocidad de evolución está establecida (en razón inversa) por el número de loci de un genoma y por el número de etapas a través de las que pueda mutarse". Esto no se produce necesariamente. Los elefantes y otros mamíferos que se reproducen lentamente, parecen haber evolucionado mucho más de prisa que *Drosophila* con sus numerosas generaciones anuales. Hay otros factores que parecen más importantes que el número de loci (Capítulo XIV).

Todavía mayores dificultades plantean organismos que se sabe que han evolucionado y se han especiado con suma rapidez, como algunos peces en lagos de agua dulce (Myers, 1960; Fryer, 1959). Los naturalistas han llamado repetidamente la atención hacia las situaciones de cambio sumamente rápido. Se ha desarrollado una resistencia completa a diversos insecticidas en la mosca doméstica *(Musca)*, *Anopheles*, y *Culex* en el transcurso de dos años o menos (Reid, 1960). Aunque la resistencia se debiera a un solo gene, se trataría de una evolución extremadamente rápida para una población salvaje. Zimmerman (1960) ha señalado que cinco especies endémicas de las islas Hawai del género *Hedylepta* de mariposa piráustida están restringidas al plátano, planta introducida por los polinesios en las islas Hawai hace sólo 1 000 años. Estas cinco especies alopátridas parecen haber evolucionado a partir de una *Hedylepta* parental de la palma en este período sumamente corto.

El trabajo de Haldane y Kimura está en sus comienzos, como destacan ambos autores. Unos cuantos factores pueden sugerir que tengamos que incorporarlos a los cálculos del costo de la evolución para darles más amplia aplicación y mayor precisión.

1) Las contribuciones a la muerte genética por cada sustitución de gene se tratan como si fueran independientes entre sí. Sin embargo, es sumamente probable que sean parcialmente sinérgicas cuando se reúnan en un genotipo. Intuitivamente yo sospecharía que un individuo con tres genes perjudiciales, cada uno con una pérdida del 1 por ciento de adaptación respecto al alele normal deben causar una pérdida de la adaptación muy por encima del 3 por ciento, que suba, tal vez, al 10 por ciento. Pero aunque la adaptación disminuya sólo un 3 por ciento, la probabilidad de la eliminación de este genotipo aumenta mucho. Hay que tener por seguro que si cada uno de estos genes posee una frecuencia de 1 por mil, la probabilidad de que los tres genes se reúnan en un solo individuo sería sólo de 1 por mil millones. Probabilidad, evidentemente, despreciable. Sin embargo, como las poblaciones contienen numerosos genes con pequeñas desviaciones (positivas o negativas) de la adaptación media, siempre existirán algunos genotipos con varios genes pobres. Una sola muerte de uno de tales genotipos separará simultáneamente varios genes perjudiciales.

2) Los coeficientes de selección suelen tratarse como constantes. Sin embargo, es de suponer que cambien sus valores de generación en generación, según la presión total de otros factores de mortalidad. Es probable que la "adaptación" general de una población a lo largo de períodos prolongados sea esencialmente constante (con los límites establecidos por la capacidad del nicho) y que la eliminación de los genes perjudiciales o la adición simultánea de nuevos genes superiores cambie a la vez, los valores selectivos de los genes restantes. Este efecto mitigará el impacto de la sustitución de genes y permitirá un aumento en la velocidad de sustitución. Si la adaptación total permanece constante y, análogamente, el número de cigotes eliminados (no reproducidos) en cada generación, entonces el concepto de "carga" se hace bastante nebuloso. Bajo tales premisas la sustitución de genes podría acelerarse o retardarse, cualquiera que sea la "carga", dado que gran parte de la mortalidad depende de la densidad y no se traduce en rebajar la capacidad de la especie para competir con otras especies.

3) Haldane indica muy correctamente la posible importancia de factores que dependen de la densidad, pero es difícil calcular su efecto. En una especie en que cada pareja normalmente produzca 100 formas juveniles, 98 mueren, por término medio, antes de reproducirse. El tamaño medio de la población permanecerá bastante constante; en consecuencia, carece de importancia cuáles sean los factores responsables de la mortalidad del 98. Esta parte de la descendencia puede consumirse y se eliminará sin consideraciones. Si un alele se transforma de ventajoso en perjudicial puede simplemente cargarse a este exceso eliminable. Cuanto antes se produzca esta mortalidad dentro del ciclo de vida, menos efecto tendrá sobre la adaptación de la población como un todo, porque el hecho disminuye la concurrencia dentro de la población en fases posteriores del ciclo de vida. Cuanto más elevado sea el porcentaje que se mata por sustitución de genes, tanto menos pesará la "carga ecológica" sobre el resto de la población. La supervivencia de poblaciones está garantizada por este mecanismo de retrorregulación, a pesar del aumento de la carga de sustitución.

4) Haldane muestra que lo que le cuesta a una población efectuar la sustitución de un gene depende sólo del logaritmo natural de su frecuencia inicial (en tanto la selección no sea demasiado intensa). Si se supone el caso más general de que la evolución concierna a poblaciones grandes, de que las intensidades de selección sean bajas, y de que la frecuencia inicial esté determinada por mutaciones, se llega a velocidades evolutivas sumamente lentas. Sin embargo, podría mostrarse que existen numerosas situaciones en la naturaleza a las que no conviene ninguno de estos supuestos. Y lo que es más importante, el aumento de nuevos genes en poblaciones naturales se produce en gran parte por inmigración y una nueva población de fundador puede iniciarse con una frecuencia inicial relativamente alta de un gene raro en la población parental.

Ninguna de estas consideraciones invalidan ni debilitan la base del modo de abordar el problema de Haldane y de Kimura. Sin embargo, es probable que los valores numéricos que estos autores sugieren para las velocidades de sustitución de genes y, por consiguiente, de la evolución, exijan una revisión considerable. Esto se aplica especialmente a las poblaciones que tienen la máxima importancia en la especiación, a saber las poblaciones periféricamente aisladas (Capítulo XVII).

Conclusiones

La variación genética en una población está regulada por tres series de factores: 1) el aumento de nuevo material genético por mutación e inmigración, 2) la erosión de esta variación por selección y errores de desmuestre, y 3) la protección de la variabilidad almacenada por dispositivos citofisiológicos y por factores ecológicos. La diversidad de estos dispositivos protectores indican que son muy favorecidos por selección natural. Un genotipo "óptimo" demasiado uniforme favorecería, evidentemente, de un modo demasiado uniforme la supervivencia y se traduciría en la doble desventaja de una mortalidad regulada por densidad en períodos favorables, y de extinción en condiciones adversas.

La variación genética de una población no es meramente una "carga mutacional", debido a que la superioridad de los heterocigotes y la selección para la diversidad ecológica le suman mucho. De hecho, la superioridad heterocigote puede muy bien ser responsable de una porción superior de la variación genética de poblaciones salvajes que todos los restantes factores juntos.

Hasta ahora no se sabe bien cómo evaluar tal variación de una población. Se ha tasado (Wallace, 1958) que el 50 por ciento o más de los loci de un individuo dado en una población abierta, natural, puede estar ocupado por aleles no semejantes. Otros calculan que 12-20 loci variables ya suponen una carga grave sobre una población, debido a la segregación de genotipos inferiores. Se necesita investigar mucho más y esclarecer los conceptos básicos para acortar el abismo entre unas evaluaciones tan divergentes.

Sin embargo, está bien establecido que todas las poblaciones naturales contienen una abundante variación genética, que sirve como material crudo potencial para el cambio evolutivo. Los problemas que para la adaptación y especiación plantea esta variación se considerarán en los capítulos siguientes.

Capítulo X

LA UNIDAD DEL GENOTIPO

El procedimiento de la genética mendeliana clásica de estudiar cada locus de gene por separado y con independencia fue una simplificación necesaria para determinar las leyes de la herencia y conseguir una información básica sobre la fisiología del gene. Cuando se ocupa de varios genes, el genético se inclina a pensar en términos de sus frecuencias relativas en la población. El mendelismo permitía comparar los contenidos genéticos de una población con una bolsa llena de bolas de colores. La mutación era el cambio de un tipo de bola por otra. Esta conceptualización se ha designado como "genética de la bolsa de bolas". Estamos familiarizados con los conceptos atomistas de tal período: los genes se suponía que eran claramente recesivos o dominantes; la mutación se pensaba que conducía a un aumento constante de la variación, hasta que se alcanzaba un equilibrio debido a la eliminación de los homocigotes recesivos perjudiciales; a los genes se les atribuía valores selectivos constantes; y existía una tendencia a igualar genes y caracteres como si se tratara de una relación unívoca.

La genética de población y la genética del desarrollo ha mostrado que pensar en términos de la genética de la bolsa de bolas conduce muchas veces a graves errores. Considerar los genes como unidades independientes carece de sentido, tanto desde el punto de vista fisiológico como evolutivo. Los genes no sólo *actúan* (con respecto a ciertos aspectos del fenotipo) sino que también *interactúan*. De antiguo se sabe que un gene que añade adaptación sobre su fondo genético normal puede ser perjudicial, incluso letal, cuando se sitúa sobre un fondo genético diferente, por ejemplo por hibridación (Dobzhansky, 1937). Tal desplazamiento en el valor selectivo de un gene no es un fenómeno aislado, puesto que todo gene interactúa con otros incluso en su medio genético habitual. Esta interacción se ha descrito, de una forma obviamente exagerada, por la aseveración: *cada uno de los caracteres de un organismo está afectado por todos los genes y cada gene afecta todos los caracteres.* El resultado es una integración funcional íntimamente entretejida de todo el genotipo. La recombinación produce

en cada generación nuevos surtidos de genes (nuevos genotipos) que a su vez han de formar fenotipos bien equilibrados y completamente viables, y por tanto es evidente que la integración tiene un alcance muy por encima del nivel de lo individual. Debe existir armonía entre todos los genes de que está compuesto un acervo de genes local. Esto da a la población local su cohesión y le constituye en un nivel importante de integración. Cualquiera que sea la variación fenotípica que pueda observarse en una población local no está en conflicto con su unidad básica, debido a que los genotipos de una población son productos del mismo acervo de genes (Dobzhansky, 1951, 1955b).

Esta cohesión interna del acervo de genes es una fuerza inmensamente conservadora. Sirve como un poderoso freno de todas las fuerzas que intentan cambiar los contenidos del acervo de genes y hace prácticamente imposible crear discontinuidades dentro del acervo de genes. Una discusión a fondo de la cohesión del acervo de genes es un requisito indispensable para entender la genética de la especiación (Capítulo XVII).

Gene y carácter

Para comprender los factores cohesivos en un acervo de genes, debemos de comenzar por discutir la relación entre gene y carácter. Esta relación es no preformista. No hay un ojo blanco encapsulado en un gene para el ojo blanco ni una nidada de cuatro huevos está encerrada dentro del cromosoma de un ave que ponga una nidada de cuatro huevos. El desarrollo es epigenético: los genes simplemente dan la potencia de producir o de contribuir a la producción de un fenotipo dado, son la "tendencia" a producirlo "a igualdad de las restantes cosas". Entre estas "otras cosas" se incluyen tanto el ambiente externo como el ambiente génico. Los detalles precisos de la acción del gene se desconocen aún, y hoy están sometidos a una investigación intensa. Sin embargo, puede sugerirse un modelo simplificado que es lo bastante esquemático para valer para la mayoría de las teorías sugeridas para la acción del gene (Fig. X-1). El diagrama indica que un gene elabora un producto de gene, que puede ser utilizado en la diferenciación de varios órganos (pleiotropía), y, a la inversa, que cada carácter puede estar afectado por muchos genes (poligenia). Aunque el modelo indica un plexo intrincado de interrelaciones e interacciones veremos que incluso el esquema constituye una gran simplificación.

Pleiotropía. La propiedad de un gene de afectar varios aspectos distintos del fenotipo se ha discutido en el Capítulo VII. Este fenómeno está hoy tan confirmado por pruebas, que comenzamos a dudar que puedan existir genes en los organismos superiores que no sean pleiótropos. Como en los organismos multicelulares la acción primaria del gene suele estar

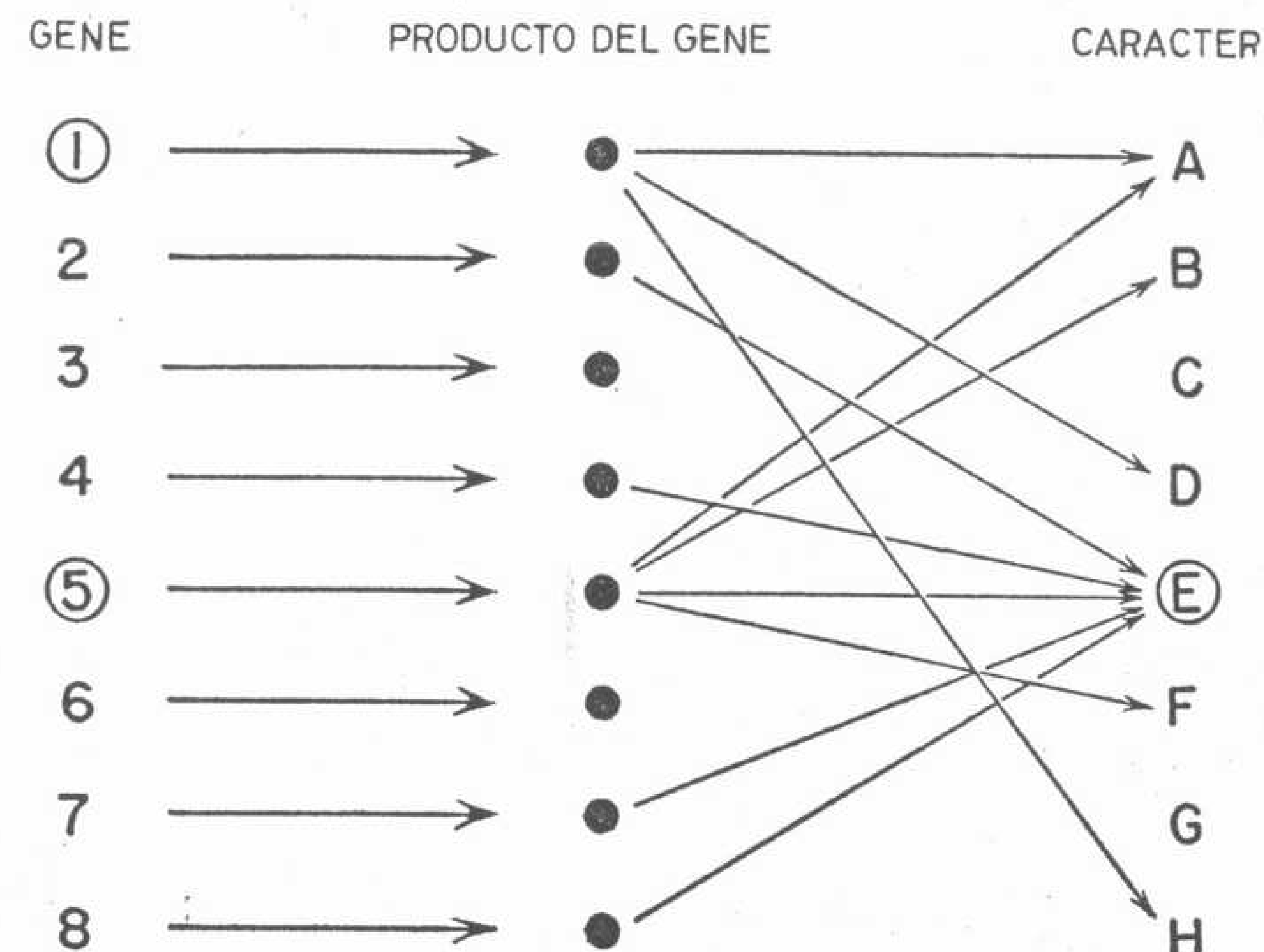


Fig. X-1. El producto de un gene puede afectar muchos caracteres; un carácter puede estar afectado por los productos de muchos genes.

distanciada varias fases del carácter fenotípico periférico, puede decirse con seguridad que los genes no pleiótropos deben ser raros o inexistentes. Su aportación a la adaptación debe considerarse despreciable.

La importancia de la pleiotropía para la evolución se ha destacado por Chetverikov ya en 1926 (Dobzhansky, 1959b:30):

> El concepto de una acción pleiotrópica de genes... es muy importante para comprender la acción de la selección. Este concepto nos lleva a la idea del medio genotípico que actúa desde el interior sobre la manifestación del carácter de cada gene. Un individuo es indivisible no sólo en su soma, sino también en la manifestación de cada gene que posea.

Poligenia. Hemos señalado el hondo conflicto entre evolucionistas y mendelianos en los primeros días de la genética. Los caracteres acusadamente discontinuos con los que experimentaron los genéticos parecen poseer poca importancia evolutiva; la variación continua que parece estar en la base de todo cambio evolutivo, no obedece al parecer a las leyes de Mendel. Las tentativas de clasificar la variación en dos clases se remontan al menos a Darwin, que hablaba de "sports",* pero que, sin embargo, prestó

* Animales o plantas con desviaciones congénitas bruscas o cualitativas, respecto del tipo normal (*N. del T.*)

su mayor atención a pequeñas diferencias que él pensaba que podían avenirse con las diferencias mayores entre variedades y especies. Las grandes diferencias genéticas discontinuas obedecen claramente a las leyes de Mendel. La variación continua de las variantes menores al parecer no lo hace. Los primeros mendelianos no podrían resolver este conflicto con las técnicas de que disponían. La solución resultó evidente cuando se comprobó que varios genes pueden contribuir al fenotipo de un solo carácter.

La herencia multifactorial (poligenia) es, pues, la causa de la variación continua. Permítasenos estudiarla con ayuda de un modelo muy sencillo. Supongamos que en un organismo el tamaño grande del cuerpo está determinado por aportaciones de dos loci *A* y *B*, cada una con dos aleles *(A, a, B, b)*. Consideremos que los heterocigotes (dosis singular) tienen un tamaño intermedio entre los homocigotes y que cada locus hace una contribución aproximadamente igual al aumento de tamaño. Tenemos entonces cinco clases de fenotipos: cuatro genes de tamaño *(AABB)*, tres genes de tamaño *(AABb, AaBB)*, dos genes de tamaño *(AAbb, AaBb, aaBB)*, un gene de tamaño *(Aabb, aaBb)* y ningún gene de tamaño *(aabb)*. Con un tercer locus (con dos aleles) que afecte el tamaño, el número de clases de fenotipos se eleva a siete, con un cuarto gene a nueve, y así sucesivamente. Como resulta inevitable que cada miembro de cada clase esté sometido a cierta cantidad de modificación ambiental no hereditaria, resulta evidente que, a medida que aumenta el número de genes, resulte cada vez más difícil distinguir clases netas, ya que las clases genéticas se superponen fenotípicamente entre ellas. El resultado final será una curva más o menos suave de variación continua, aunque la base genética consista en loci discretos y en aleles como en el caso de polimorfismo totalmente discontinuo. Como no pueden distinguirse clases bien definidas de fenotipos en la descendencia de los cruzamientos, se requieren tendencias biométricas especiales (Falconer, 1960) para separar la porción hereditaria de la no hereditaria de la variación y determinar los diversos componentes genéticos (factores múltiples).

Desde los primeros días del mendelismo se sabe que varios factores genéticos pueden afectar al mismo carácter y al mismo componente del fenotipo. Los primeros estudios de Castle sobre ratas encapuchadas y los de Dowell y Payne sobre el número de cerditas de *Drosophila* mostraron que tales caracteres responden a selección natural, pero estos primeros investigadores fueron incapaces de distinguir los componentes genéticos. El primer análisis genético de factores múltiples fue el de Nilsson-Ehle (1909) sobre los factores de color en el trigo, pero el campo no entró en verdadera actividad hasta que Mather (1941, 1943, 1953) no hubo comenzado sus estudios revolucionarios sobre la herencia poligénica del número de cerditas de *Drosophila*. Los estudios hechos a partir de esta obra de vanguardia son demasiado numerosos para discutirlos ni enumerarlos en detalle. Incluyen la labor de MacArthur (1949) sobre el tamaño corporal del ratón casero, de Robertson y Reeve (1952b), Scossiroli (1954), Dubinin (1948), Breese y Mather (1957) y Milkman (1960a,b, 1961) sobre varios caracteres de *Drosophila* y otros muchos trabajos resumidos por Falconer (1960). Además hay una enorme suma de datos sobre caracteres poligénicos en la literatura sobre cría animal y vegetal. Algunos de estos datos, entre ellos los de mucha labor propia, los ha resumido competentemente Lerner (1950, 1954, 1958). Todos estos estudios concuerdan en la conclusión de que la "variación continua" (véase Capítulo VII) difiere de la discontinua únicamente en el número de factores genéticos que afectan el aspecto particular del fenotipo. Los dos tipos de variación obedecen a las mismas leyes de herencia particulada. Los caracteres cuantitativos están regulados por factores genéticos múltiples, algunos de los cuales hacen grandes contribuciones al fenotipo y otras pequeñas contribuciones que son, pues, por definición, poligénicas. Los métodos de análisis genético han de diferir para los dos tipos de variación.

La base genética de la herencia poligénica

La terminología de la herencia multifactorial ha tendido a cambiar a medida que maduraron los conceptos de complejos de genes y de acción de genes. En los días de la genética clásica, con los nombres de "genes principales" y "modificadores" se designaban los factores múltiples. No parece existir ninguna diferencia clara entre los dos tipos de genes excepto por la cantidad de su contribución a la forma del fenotipo. En sus primeras comunicaciones (por ejemplo, 1943), Mather creía en la diferencia de principio entre genes con contribuciones discontinuas notorias al fenotipo y genes con contribuciones ligeras que se traducen en una variación continua. Pensaba que los últimos, a los que denominó *poligenes,** están situados en las porciones heterocromáticas de los cromosomas. Los datos disponibles no concuerdan con esta distinción, puesto que el fenotipo es el producto del genotipo como un todo. Cada carácter está afectado por numerosos genes y es por ello poligénico; virtualmente todo gene es un poligene. Aunque sea útil hablar de caracteres poligénicos y de herencia poligénica y aunque genes situados en la porción "heterocromática" del cromosoma pueden tener efectos principalmente modificadores, no hay pruebas de que exista una clase aparte de poligenes.

Pero tampoco debe pasarse al otro extremo y creer que todos los caracteres poligénicos están determinados por gran número de poligenes

* El término se había introducido antes en la literatura, con el mismo significado, por Plate (1913); véase Fabergé (1943).

con efectos muy pequeños. Cualquiera que sea el número de genes que puedan afectar un carácter, hay casi siempre unos pocos genes que contribuyen principalmente al fenotipo. Cuantos menos sean estos genes principales y cuanto mayores sean sus contribuciones individuales, más discontinua será la herencia. El caso extremo es el "gene conmutador", que desplaza el fenotipo en una dirección totalmente nueva, como los genes determinadores del sexo en ciertos organismos. Sin embargo, incluso tal gene conmutador interactúa con otros numerosos genes al producir el fenotipo, cuyo producto final es poligénico. El gene conmutador por una parte y la gran dotación de factores poligénicos pequeños por la otra no son, pues, sino los extremos de un espectro amplio de posible determinación genética y no dos clases separadas. Otro extremo son los genes letales que con su acción (con mayor frecuencia por su incapacidad de producir un producto de gene, esencial) bloquean el desarrollo normal e impiden la producción de un individuo viable.

La herencia poligénica confiere dos grandes ventajas. En primer lugar, facilita un sistema de almacenamiento que no sólo posee una enorme capacidad, sino que puede responder fácilmente al más ligero desplazamiento en la presión de selección. En segundo lugar, en vista de la acción similar de los factores de una serie poligénica, un mismo fenotipo puede estar producido por distintas combinaciones, por ejemplo, *Abcd*, *aBcd*, *abCd* y *abcD*. Cada uno de estos genotipos puede tener respuestas fenotípicas correlacionadas de modo algo diferente (debido a pleiotropía). La presión de selección sobre las respuestas correlacionadas puede, pues, producir un desplazamiento en el sistema poligénico sin trastornar el carácter fenotípico principal. Por ejemplo, si la presión de selección para el aumento del tamaño corporal hubiera de desarrollarse en una población se verían favorecidos todos los genes del genotipo que poseyeran el mismo efecto pleiotrópico sobre el aumento de tamaño. Mientras que la presión de selección sea suave, sólo responderán aquellos genes cuyas restantes manifestaciones pleiotrópicas no se seleccionen en contra. De hecho, una selección suave para un carácter poligénico con frecuencia carece de otro efecto visible para el fenotipo. Una presión de selección más intensa generalmente afecta otras características y produce las denominadas "respuestas correlacionadas" (véase pág. 303).

Tanto la pleiotropía como la poligenia contribuyen a la cohesión genética de la población. La pleiotropía contribuye debido a que cada gene, mediante sus efectos múltiples sobre el desarrollo, entra en una labor en equipo con otros numerosos genes. La sustitución de un gene por otro en un complejo de genes puede afectar a numerosas interacciones del genotipo y dar lugar a un trastorno de la estabilidad que sólo pueda compensarse gradualmente. La poligenia contribuye debido a que la presión de selección en favor o en contra de cualquier aspecto del fenotipo afectará a todos los genes que contribuyan poligénicamente a este carácter. Puede resultar una reacción en cadena de sustituciones de genes, la resistencia a la cual esté determinada por la magnitud y naturaleza de las manifestaciones pleiotrópicas correlacionadas de los genes implicados.

La consideración de las interacciones entre pleiotropía y poligenia pueden ayudar a resolver una cuestión que se plantea con frecuencia. ¿Los efectos pleiotrópicos pequeños de la herencia cuantitativa están causados por genes cuya única función es la de modificadores específicos o son el subproducto pleiotrópico de genes que posean otras funciones esenciales en el organismo? Tiene una importancia evolutiva considerable cuál de las dos sea la respuesta correcta. El concepto original de Mather de los poligenes tendía a atribuir a cada poligene una función específica y singular. Este punto de vista es similar al concepto de modificador de los primeros genéticos, al que es curioso que siga adscrito Goldschmidt (1953). Estos conceptos están basados, en último término, en la hipótesis "un gene—un carácter". No es de extrañar que los partidarios de este concepto se vean forzados a rechazar la idea de la dotación coherente de genes, como se ha desarrollado aquí, debido a que exigiría un número de un tamaño imposible de genes modificadores. Esta dificultad imaginaria desaparece (como ya señaló Chetverikov en 1926) en cuanto se hace uno consciente de que el producto con el que un gene dado contribuye a la "sopa" del desarrollo puede ser compartido por otros numerosos genes. Así pues, un gene que sea un gene principal por derecho propio, por ejemplo en el desarrollo del ojo, puede servir de modificador de otros genes y, además, de poligene para otros caracteres, tales como el tamaño del cuerpo y la velocidad de desarrollo. Puede haber un corto número de modificadores especializados, pero la gran mayoría de ellos con seguridad son genes pleiotrópicos con aportaciones múltiples al fenotipo. El hecho de que numerosos modificadores esperen cada nueva mutación concuerda plenamente con esta interpretación. Suponer que estos genes hayan sido antes neutros o "latentes" hasta la fecha resulta absurdo.

Interacciones del genotipo

La pleiotropía y la poligenia son conceptos que destacan los dos puntos terminales en la ruta del desarrollo, el gene y el carácter. En realidad los genes interactúan entre ellos a lo largo de la ruta epigenética en numerosas vías directas e indirectas. Esta interacción abundante y continua conduce a un reforzamiento todavía mayor de la cohesión interna del acervo de genes.

Interacciones alélicas

Los diversos modos de interacciones entre aleles en el mismo locus se indican por términos como dominancia, recesividad y supradominancia (superioridad del heterocigote). "La varianza rastreable en las diferencias entre los valores medios de los diferentes aleles en todas las combinaciones genéticas en que aparezcan, se denomina la porción aditiva de la varianza genotípica total" (Lerner, 1958). El concepto se ha discutido en el Capítulo IX. Una revisión particularmente esclarecedora del papel de los factores alélicos en la organización del acervo de genes ha sido dada por Dobzhansky (1955b). Las pruebas de que disponemos indican que la superioridad genética de numerosas combinaciones de genes heterocigóticas (heterosis), no sólo sirve de fuente principal de variación genética, sino que también funciona como factor fuertemente cohesivo.

Interacciones epistáticas

Desde los primeros días del mendelismo se ha descubierto que diferentes loci pueden interaccionar entre sí en su efecto sobre el fenotipo final. Todo manual elemental de genética expone que dos loci cada uno de los cuales posea un alele dominante y un alele recesivo que se segreguen con independencia dan las razones 9:3:3:1. La frecuencia con que se producen razones aberrantes como 15:1 o 9:7 o 9:3:4 indica otros modos de interacción, para los que, siempre en términos de dos loci, se ha adoptado una complicada terminología. Esta terminología se hace tanto menos aplicable cuanto más se comprueba que habitualmente en tales interacciones se implican más de dos loci. El término colectivo "interacciones epistáticas" se aplica actualmente a las interacciones entre diferentes loci del mismo o diferentes cromosomas. Un caso extremo de epistasis se da, por ejemplo, cuando un gene albino impide la manifestación de todos los restantes genes de pigmentación. Con más frecuencia el efecto es menos absoluto y sólo consiste en una modificación del grado en que se manifiesta un carácter, como en la interrupción de una vena del ala de *Drosophila.* Muchos genes tienen una "penetrancia incompleta", lo que significa que en ciertos ambientes físicos o genéticos no se manifiestan plenamente en el fenotipo aunque por definición sean, por otra parte, dominantes. La literatura genética abunda en análisis del efecto epistático de un gene sobre la expresión fenotípica de otro gene. Parte de esta literatura se ha resumido por Wagner y Mitchell (1955).

Los *genes supresores* son uno de los varios tipos especiales de genes interactuantes. Glass (1957b) ha analizado un tal gene situado sobre el segundo cromosoma de *Drosophila melanogaster,* que suprime los efectos del gene *erupt* sobre el cromosoma tercero. El gene erupt, cuando se

encuentra sin el supresor, produce una erupción verrugosa sobre el ojo. Tanto el gene erupt como el gene supresor están muy difundidos en las poblaciones naturales. Las pruebas indican que no solamente existen un único alele supresor y un único alele erupt, sino que en cada locus existe todo un lote de isoaleles de diferentes fuerzas. En ningún caso se ha encontrado el gene erupt sin el supresor en la misma población, pero en una serie de poblaciones se encuentran genes supresores sin genes erupt.

¿Cuál puede ser la interpretación evolutiva de este curioso sistema de interacciones? Glass sugiere correctamente que el gene erupt se mantiene en las poblaciones porque contribuye a la adaptación con algunas otras manifestaciones pleiotrópicas desconocidas. Este mantenimiento establece una presión de selección en favor de los genes supresores que separan del fenotipo el efecto perjudicial del gene erupt sobre la morfología del ojo. Por otra parte, la frecuencia, si no la universalidad, del gene supresor indica que posee también manifestaciones pleiotrópicas por las cuales se mantiene en el acervo de genes incluso en ausencia del gene erupt.

Otro sistema supresor bien analizado es el que regula el color de la hemolinfa de ciertas polillas (Stehr, 1959). No nos ocuparemos de los detalles de las rutas bioquímicas que permiten los efectos supresores, pero sí del efecto sobre el fenotipo, que es lo que, en último término, determina la adaptación del genotipo.

Interacciones epistáticas y adaptación

El cuadro que vamos a exponer resulta del reciente trabajo sobre interacciones de genes. Cada gene posee numerosas manifestaciones pleiotrópicas que se suman o se separan de la bondad del fenotipo. Otros loci son capaces de exaltar las manifestaciones que constituyen la máxima aportación positiva a la adaptación y suprimen otras manifestaciones que poseen un efecto perjudicial como son el fenotipo erupt y el gene erupt. El valor selectivo de un gene está, pues, sólo parcialmente determinado por lo que pudiera denominarse su efecto inmediato directo sobre el fenotipo. Un componente igual o incluso más importante del valor selectivo de un gene es su efecto o su contribución a las cualidades exaltadoras de la adaptación, ejercidas por otros genes. Los genéticos de plantas tal vez hayan sido los primeros en apreciar por completo esta función múltiple de los genes, punto destacado particularmente por Harland y su escuela (Harland, 1936; Stephens, 1950). El análisis de los híbridos y de los genes mutadores, la labor sobre caracteres poligénicos, sobre dominancia, o sobre determinación del sexo por equilibrio génico y los estudios sobre compensación de dosificación (Muller, 1950b), todo indica

la existencia universal de interacciones genéticas reguladas por su aportación a la adaptación total del fenotipo.

Es evidente que los genes que interactúan armoniosamente en el acervo de genes de una población se mantienen reunidos por la acción de la selección natural. El complejo total de genes de una población está "coadaptado" para usar el término feliz de Dobzhansky. En poblaciones naturales expuestas a una afluencia constante de genes ajenos y a toda suerte de perturbaciones ambientales, este proceso de coadaptación debe proseguir constantemente. Dobzhansky y su escuela han hecho de este campo el objeto de su investigación y han contribuido a esclarecerlo por una serie de experimentos brillantes.

Un buen ejemplo de esta investigación es la exposición de poblaciones a una irradiación crónica (Wallace y King, 1951; Wallace, 1956). Dos poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster* que recibieron unas cinco r por *hora* rápidamente acumularon una gran cantidad de daños cromosómicos por radiación. Aproximadamente el 80 por ciento de todos los cromosomas segundos ensayados después de 70 generaciones resultaban letales en los homocigotes. Cabría esperar que las combinaciones heterocigóticas de los cromosomas de estas poblaciones manifestaran pruebas de gran disminución de la viabilidad. Sin embargo, al hacer estos ensayos se encontró que moscas que portaban dos cromosomas segundos elegidos al azar de una de las poblaciones irradiadas sólo presentaban, por término medio, una disminución de viabilidad muy reducida (1-8 por ciento) en comparación con la población standard. Considerando el número de letales acumulados, cabría esperar una mayor disminución de viabilidad. De hecho, en un cierto porcentaje de tales cruzamientos, la viabilidad está por encima del promedio de las moscas salvajes. De estos resultados se nos impone que debe existir una elevada presión de selección de estas poblaciones experimentales cerradas para todas las secciones de cromosomas y para todos los genes que se combinan dando genotipos armoniosos, eficaces. Siempre que un cromosoma se dañe por radiación, este daño se compensa por la selección de un mutante que restablezca el equilibrio. Algún atajo se encuentra para obviar la interrupción de cualquier ruta metabólica. La viabilidad media de los recombinantes permanece casi normal a pesar del constante aumento en la frecuencia de genes "perjudiciales".

Los experimentos de Wallace han arrojado nueva luz sobre una observación que desde hacía tiempo constituía un enigma para los genéticos de población. Con ayuda de técnicas ingeniosas ha sido posible estudiar en *Drosophila* la viabilidad relativa de cromosomas individuales en condición de homocigosis y de heterocigosis. Al ensayar moscas de tipo salvaje de ciertas localidades de Rusia, Dubinin y col. (1934) descubrieron que entre el 10 y el 20 por ciento de los cromosomas segundos de moscas salvajes

son letales en homocigosis. Desde entonces el hecho se ha confirmado para poblaciones naturales de cinco o seis especies de *Drosophila* (Dobzhansky y S. Spassky, 1954a). De hecho la cifra es alrededor del 30 por ciento en la mayoría de las poblaciones estudiadas. Casi todos los cromosomas restantes, aunque no sean letales, son al menos algo perjudiciales en homocigosis. La frecuencia de los letales es particularmente notable si se considera que la mayoría de los letales aislados de poblaciones naturales son algo perjudiciales incluso como heterocigotes (Cordeiro, 1952). Parece posible que parte de los "cromosomas letales" sean producto, no de genes letales, sino de combinaciones letales de genes. Pruebas de este hecho resultan de experimentos en los que cromosomas viables se recombinan dando letales.

Letales sintéticos. Se ha observado por Dobzhansky (1946) y confirmado por Wallace y col. (1953) y por otros autores, que los cromosomas que poseen viabilidad aproximadamente normal como heterocigotes y como homocigotes pueden transformarse en cromosomas letales por entrecruzamiento. Un experimento de Dobzhansky (1955b) puede servir de ejemplo:

Diez cromosomas segundos se tomaron de una población de *Drosophila pseudoobscura* recogida cerca de Austin, Texas. Estos cromosomas producían homocigotes desde normalmente viables a subvitales. Se obtuvieron heterocigotes hembras para todas las combinaciones posibles (45) de estos diez cromosomas y se examinaron diez cromosomas de la descendencia de cada heterocigote en cuanto a los efectos sobre viabilidad en homocigosis (en total 450 cromosomas). Entre estos 450 cromosomas 19 eran letales y 57 semiletales en dosis doble; 30 de las 45 combinaciones producían al menos una letal o semiletal entre los 10 cromosomas ensayados. Lo más notable de todo, las combinaciones que incluían los cromosomas que se sabía que eran subvitales cuando homocigotes, dieron de hecho menos letales y semiletales que los cromosomas normalmente viables o supervitales.

Recordemos que no existe entrecruzamiento en los machos *Drosophila* y no puede ponerse en duda que los cromosomas letales procedieran de los cromosomas viables de las hembras.

¿Qué explicación puede darse a este sorprendente cambio en la adecuación de estos cromosomas? Los loci letales recesivos normales pueden excluirse, debido a que, dos generaciones antes, los mismos cromosomas habían resultado de viabilidad normal como homocigotes. Su frecuencia es demasiado elevada para deberse a mutaciones letales recién surgidas. Por ello hay que sacar la conclusión de que estos cromosomas letales no resultan de aleles letales, sino más bien de interacciones epistáticas debidas a combinaciones letales de genes, recién creadas por recombinación. Esto se confirma por el hecho de que tales cromosomas letales pueden recuperar la viabilidad normal por entrecruzamiento (Dobzhansky y

Spassky, 1960). Cuanta más diversidad génica exista en una especie (debido al flujo de genes entre muchas poblaciones locales ampliamente distribuidas), mayor es el peligro de combinaciones inarmónicas, es decir, mayor es la probabilidad de que se produzcan letales o perjudiciales "sintéticos". El hecho de que los letales sean más frecuentes en especies comunes y difundidas, como *Drosophila pseudoobscura* y *D. willistone*, que en las especies más raras, como *D. prosaltans*, concuerda con esta hipótesis. Sin embargo, Hildreth (1956) y Spiess y Allen (1961) no encontraron pruebas de la producción de letales sintéticos en *D. melanogaster*.

La disconformidad de la recombinación no se traduce necesariamente en letalidad o semiletalidad; puede afectar todo componente de la adaptación. Hay, por ejemplo, algunos casos de esterilidad "sintética" (Krimbas, 1960). El interés por estos cromosomas "sintéticos" es que la reducción brusca de aptitud que resulta de la recombinación de cromosomas parentales sumamente aptos es una prueba palpable de la importancia de las interacciones epistáticas. Deben ser epistáticas, puesto que las sintéticas se ensayan en condición homocigótica y los cromosomas originales (antes de la recombinación) eran también sumamente aptos como homocigotes.

Hoy está bien establecido que las interacciones alélicas, así como las epistáticas, afectan decisivamente la aptitud del genotipo. Lo que aún no es seguro es la contribución relativa a la adaptación hecha por cada tipo de interacción. Se han descrito (Capítulo IX) tantos efectos beneficiosos de la heterocigosidad que uno pudiera inclinarse a adoptar el punto de vista extremo de que toda heterocigosidad es beneficiosa y que todo aumento de viabilidad y de estabilidad del desarrollo se debe a heterocigosidad. "El grado de adaptación de individuos y de grupos en las especies con fecundación cruzada puede bien ser una función de su grado de heterocigosidad", sugiere un autor. Este punto de vista se correlaciona frecuentemente con el supuesto de que la superioridad de los heterocigotes es el resultado de selección para un fondo genético sobre el que los heterocigotes mostraran heterosis. Una serie de experimentos de Vetukhiv (1954, 1956), Brncic (1954) y Wallace (1955) muestra que ninguno de los supuestos es correcto. En las tres series de experimentos se ha comparado la viabilidad de los híbridos F_1 y F_2, entre poblaciones, cada uno de los cuales se ha comparado con los híbridos interpoblaciones F_1 y F_2 (y algunas otras combinaciones). Se midió la viabilidad para diversos componentes de la adaptación, como, por ejemplo, la fecundidad de las hembras o la supervivencia de las larvas situadas en competencia dura con una estirpe standard de otras especies de *Drosophila*. Los resultados de estos experimentos son muy claros. Los híbridos F_1 entre poblaciones son significativamente más viables que los híbridos F_1 dentro de una misma población. Esta superioridad se pierde al hacer el cruzamiento F_2 (Fig. IX-2).

Hay dos conclusiones evidentes. La primera es que la superioridad de los híbridos F_1 entre distintas poblaciones no puede deberse a una previa selección de un fondo genético conveniente porque las poblaciones ensayadas procedían de localidades muy distantes. El aumento de fecundidad de las hembras muestra que está implicado algo más que una mera "exuberancia" de las larvas. Así, pues, tenemos un caso de heterosis genuina que no es producto de selección. La segunda conclusión, aún más importante, es que esta superioridad no se debe a una mera heterocigosidad alta, porque la generación F_2 pierde esta superioridad, a pesar de retener gran parte de la heterocigosidad y ser de hecho mucho más heterocigótica que las poblaciones parentales. La conclusión inevitable es que la pérdida de la viabilidad F_2 se debe a una pérdida del equilibrio epistático entre loci interactuantes y que este hecho sobrepasa los efectos beneficiosos de la elevada heterocigosidad. Otra serie de ensayos confirman esta conclusión, en particular los resultados de los cruzamientos triples y dobles.

La integración del complejo de genes, su coadaptación, depende, por ello, de la presencia de dos tipos de equilibrio armonioso. Uno de ellos, un equilibrio entre aleles que conduce a supradominancia y, a través de ella, a un polimorfismo equilibrado, ha sido denominado por Mather (1953) *equilibrio de relación*. Al otro equilibrio entre diferentes loci, Mather lo ha denominado *equilibrio interno* (= epistático). Todavía se desconoce si hay integrados entre los dos tipos de equilibrio (como cabría esperar de la naturaleza del locus de genes) y cuál es la diferencia que existe cuando dos loci interactuantes se encuentran o no en el mismo cromosoma. Las pruebas disponibles señalan que, en los organismos superiores, supone poca diferencia el hecho de que los loci interactuantes se encuentren o no en el mismo cromosoma.

El modelo fisiológico de la interacción de genes

El modelo típico de acción del gene considera a éste como una suerte de molde sobre el cual se forman proteínas (enzimas) que son los determinantes del proceso de desarrollo. Este cuadro clásico se ha modificado algo por la investigación reciente, puesto que el ácido desoxirribonucleico de los cromosomas no forma las proteínas directamente, sino con ayuda de diversos tipos de ácido ribonucleico que regulan la reunión de los aminoácidos. La síntesis de las proteínas se verifica en el citoplasma. Los detalles tienen poca importancia evolutiva que se sepa. Los diversos modelos de la acción del gene concuerdan en postular que los genes regulan la producción de sustancias químicas y que en el proceso utilizan algún sustrato.

El primer nivel de interacción de los genes se encuentra dentro de

una célula dada, siempre que varios genes actúen simultáneamente en la elaboración de sus productos de genes, en particular en la producción de moléculas proteicas complejas. Estos productos se difundirán a otras células y estimularán el crecimiento y división de células. De este modo se inicia un segundo nivel de interacción, el del desarrollo con todas sus interacciones complicadas entre tejidos y órganos. Normalmente, todas las células tienen dotaciones idénticas de cromosomas; sin embargo, células y tejidos tienden a adquirir muy distintas potencias en el proceso de diferenciación. Por ello, resulta evidente que los distintos genes entran en actividad en distintos tejidos y órganos y que debe distinguirse entre la presencia de un gene y su actividad. Todavía se desconoce en gran parte que es lo que regula la actividad de un gene y el lugar de su actividad, pero los datos pertinentes a este conocimiento se acumulan rápidamente (Beermann, 1961; Jacob y Monod, 1961a). Resulta cada vez más claro que un gene se caracteriza, no sólo por la naturaleza química de su producto, sino también por el período del proceso de desarrollo en el que entra en actividad y por la cantidad de su producto. El abandono de una definición groseramente corpuscular del gene facilita mucho la comprensión de este modo de funcionar el gene. Como un producto de gene puede servir, a su vez, como sustrato para la actividad de otros genes y como el funcionamiento adecuado de un gene requiere la presencia del sustrato específico en un momento específico (período del desarrollo) y, además, en cantidades fijas, resulta evidente por qué la interacción de los genes tiene tan vital importancia para la viabilidad del fenómeno que resulta como culminación del proceso de desarrollo.

Podemos utilizar estos datos para establecer un modelo de la interacción de genes. Supongamos que un gene *A* se introduce en un acervo de genes donde produce una cantidad excesiva de su producto de gene, con el resultado de la inhibición del gene que actúa en el locus *B*. Con el fin de restablecer el equilibrio se producirá una presión de selección en favor de uno de los siguientes tres tipos de genes: 1) una sustitución del gene en el locus original *A* que se traduzca en una reducción de la cantidad del producto de gene o en un retardo en el tiempo de su aparición, 2) una sustitución de gene en el locus *B* que se traduzca en resistencia al efecto del exceso de la enzima producida por *A*, o 3) una sustitución de gene en un tercer locus *C* que utilice el exceso de la enzima *A* y por ello neutralice el efecto sobre el locus *B*. El mismo modelo, con modificaciones ligeras, puede usarse para describir los efectos de la pérdida de un gene y de la consiguiente carencia de su producto de gene. El aspecto esencial de este modelo es que destaca el desequilibrio químico que la sustitución del gene en *A* ha producido y el hecho de que puede corregirse de modos muy distintos, por sustitución de un gene en el mismo o en otros loci. El resultado será un desplazamiento del equilibrio y el estableci-

miento de un equilibrio nuevo. La mejor prueba de la producción de desequilibrios bioquímicos y su corrección por subsiguientes sustituciones de genes procede de trabajo con microorganismos. Hemos de remitirnos para más datos a la literatura más destacada (por ejemplo a Wagner y Mitchell, 1955, y a numerosas conferencias más recientes).

Es evidente, no sólo que tal sistema interactuante es sumamente sensible, sino que permite numerosos sistemas de retrorregulación y de otros tipos de regulación. Los investigadores del desarrollo utilizan diversos términos para estos poderes reguladores como son amortiguación, canalización y homeostasis de desarrollo. Estos términos se aplican a modelos que nos ayudan a representarnos la acción de los genes en el proceso del desarrollo pero no deben hacernos olvidar nuestra ignorancia básica del modo concreto de verificarse la regulación del desarrollo observada por todos. Nos remitimos a diversos textos y ensayos sobre epigenética para más detalles sobre la fisiología de la diferenciación de los tejidos y órganos en relación con la acción del gene (Goldschmidt, 1955; Waddington, 1956a, 1957; Kühn, 1955).

Para hacer una contribución óptima a la adaptación, un gene debe elaborar su producto químico en la cantidad necesaria y cuando convenga para el desarrollo normal. El genotipo total debe considerarse como un "equipo fisiológico", analogía que tiene considerable valor ilustrativo. Algunos de los atletas más conocidos son malos jugadores en equipo o pueden destacar en un equipo y no en otro. Algunos virtuosos, excelentes solistas, resultan mediocres en una orquesta. Los genes nunca son solistas siempre desempeñan un papel en un conjunto y su utilidad, su "valor selectivo", depende de su contribución a la bondad del producto de este conjunto, a la bondad del fenotipo.

Efectos de posición. Hemos hablado, hasta ahora, de la interacción del gene como fenómeno fisiológico que afecta al curso del desarrollo. No se ha atribuido ningún papel especial a la situación particular que ocupen los genes interactuantes en los cromosomas. La frecuencia con que interactúan genes que se sabe que están situados en diferentes cromosomas indica que no necesitan estar en inmediación física tales genes. Esto, sin embargo, no quita la posibilidad de que se produzca una interacción más íntima o más frecuente entre genes situados en el mismo cromosoma. Además del efecto clásico de posición (Lewis, 1950) hay otras interacciones de genes vecinos que Dobzhansky (1959b) ha denominado "efectos de organización". Levitan (1955, 1958), Levitan y Salzano (1959) y Stalker (1960), por ejemplo, han mostrado que en varias especies de *Drosophila* se afecta la adaptación siempre que dos inversiones se verifiquen, ambas, en el mismo cromosoma *A* y ninguna sobre el cromosoma homólogo *A'* o si una inversión se produce en el cromosoma *A* y la otra en el cromosoma

homólogo A'. Es probable que algunos de estos fenómenos hayan de interpretarse en términos de ligamiento y epistasis (Lewontin y Kojima, 1960). Que la posición en el mismo cromosoma o en cromosomas opuestos afecte el fenotipo se conoce de antiguo para el locus *bar* en *D. melanogaster* (Lewis, 1950). Una interacción funcional todavía más compleja de loci adyacentes se conoce para algunos sitios pseudoalélicos en *Drosophila*, por ejemplo, *bithorax* (Lewis, 1961), y un número de casos similares en microorganismos (Pontecorvo, 1958). Entre todos los casos de interacción de genes, los que se deben a una relación física de estos genes (cistrones) sobre los cromosomas parecen ser, al menos en los organismos superiores, tal vez la minoría. La interacción de genotipos no está basada de modo primario sobre la arquitectura cromosómica grosera, como se creía durante el período inicial de la citogenética. En lugar de ello, gran parte de la integración se verifica en un nivel distinto, con la selección natural como agente, y como palestra del proceso de desarrollo. Si genes que interactúan entre sí se observa que están ligados, resulta con frecuencia que se han reunido secundariamente sobre el mismo cromosoma por translocación (Sheppard, 1953b).

Además de los niveles celular y de desarrollo, existe un tercer nivel de interacción entre genes. Este nivel es la interacción de genes en el acervo total de genes de una población. La adaptación de un gene, por ser un valor relativo que depende del equipo particular de otros genes con los que se asocie en la producción de un genotipo dado, es evidente que es un dato "estadístico". Resulta como promedio de la bondad del gene en todos los fondos genéticos de los numerosos genotipos en los que el gene esté expuesto a selección. El valor selectivo de un gene es el promedio de los valores selectivos de todas las combinaciones en las que aparezca en una población dada (acervo de genes). Las consecuencias evolutivas de este y otros aspectos de la cohesión del acervo de genes son múltiples.

Las consecuencias de los factores cohesivos

Descubrimientos e interpretaciones recientes han ido perfilando un nuevo concepto del genotipo. Los genes, en cuanto fenómenos evolutivos, no pueden considerarse como entidades desconectadas que puedan estudiarse aisladamente. Su valor selectivo ya no se considera absoluto. Sobre un fondo genético, un gene dado puede mejorar la aptitud del genotipo; en otro fondo genético el mismo gene puede crear una descompensación y producir efectos perjudiciales graves. Las dos clases bien conocidas de medio, el medio físico y el medio biótico, deben complementarse con un tercer medio, el medio genético. Un gene dado tiene su medio genético no sólo dado como fondo genético (Chetverikov, 1926) del cigote dado sobre el que esté temporalmente, sino como todo el acervo de genes de

la población local en la que el animal viva. El destino evolutivo de este gene dependerá, a largo plazo, de cómo coopere con los otros genes de este acervo de genes, de cómo se coadapte a ellos. El investigador de fisiología del gene está justificado cuando separa los genes para estudiar su acción y función. Sin embargo, el evolucionista, interesado en los valores selectivos y en la adaptación, no puede separar un gene de su medio genético; debe tratarlos como un todo. Para él no son importantes las acciones de las unidades individuales sino más bien sus interacciones su contribución articulada a la adaptación total. Como consecuencia de esta nueva interpretación del complejo de genes, se impone el revisar algunos de nuestros conceptos, en particular los de la relación entre genotipo y fenotipo y los del modo de operar la selección natural. Esto a su vez afectará nuestra interpretación de la genética de la especiación.

El fenotipo. La palabra "fenotipo" indica el pensamiento tipológico de período en que se troqueló. Se aplicaba al aspecto de los individuos "normales" de una especie, que, a su vez se creía que constaba de individuos homocigóticos (o de heterocigotes dominantes) para los genes de "tipo salvaje" de la especie. Hoy sabemos lo imperfecta que es esta interpretación. De hecho nuestro nuevo conocimiento de la diversidad de los fenotipos plantea un problema intrincado. ¿Por qué el fenotipo permanece tan constante a pesar de la diversidad genética subyacente? El fenotipo que prevalece en una especie suele ser notablemente uniforme, aparte de pocos casos de polimorfismo y de cierta variación cuantitativa. Nos vemos forzados a deducir que debe existir un premio selectivo a la uniformidad fenotípica y que la adaptación óptima está estrechamente correlacionada con un determinado fenotipo. Los criadores de animales y plantas y los investigadores de poblaciones experimentales han encontrado, de hecho, pruebas en apoyo de esta suposición.

Estamos todavía lejos de comprender completamente como funciona esta estabilización del fenotipo, pero pueden vislumbrarse algunos de los fenómenos que contribuyen a ella (Lerner, 1954; A. Robertson, 1955). Un factor es la heterocigosidad. Dentro de una población armoniosamente coadaptada, cuanto más heterocigótico sea un individuo, tanto mayor será su homeostasis de desarrollo (Capítulo IX). Análogamente cuanto más heterocigótico sea un individuo de tal población tanto más se tenderá a acercarse al promedio de la población para los caracteres cuantitativos. Esto se ha atribuido a pleiotropía por algunos autores y a ligamiento por otros. Puede suponerse que en su mayoría los genes serán pleiótropos y efectuarán alguna contribución a la aptitud y también a uno o más aspectos triviales del fenotipo (pauta de calor, número de cerditas, etc.). Estos genes mostrarán dominancia o supradominancia para su caracteres productores de aptitud (mediante selección del fondo genético apropiado) y efectos aditivos (intermedios heterocigotes) para sus caracteres triviales.

Sin embargo, según Breese y Mather (1960) los fenómenos observados se explican mejor por ligamiento. En todo caso, los individuos de una población más "mediocres" y "ordinarios" (en lo que concierne a los caracteres morfológicos cuantitativos) son los mejor adaptados. Así lo expresó Wright (1951a) en la afirmación: "la forma mejor adaptada de una especie suele ser la que se acerca más al promedio en todos los caracteres que varían cuantitativamente". Citar la "supervivencia de lo ordinario" (McAtee, 1937) como prueba, contra la selección natural, demuestra que no se ha entendido el carácter normalizador de la mayoría de la selección natural.

La constancia del fenotipo. Los experimentos clásicos de los genéticos han difundido la impresión, en particular entre los no genéticos, de que cada mutación o intercambio de genes se reflejará en el fenotipo visible. En realidad, los genes de una expresividad tan elevada parecen constituir la minoría y al parecer se produce una gran renovación en el acervo de genes sin que se manifieste ningún efecto sobre el fenotipo visible. Al parecer existen muchos mecanismos de desarrollo y canalizaciones que impiden que las sustituciones de genes se revelen en el fenotipo (Waddington, 1957). Esta constancia del fenotipo no se comprende bien pero constituye, sin duda, un aspecto del fenómeno general de la unidad del genotipo. El descubrimiento de la frecuencia, en un principio insospechada, de las especies gemelas (Capítulo III) ha revelado que incluso una sustitución de genes tan extensa que dé origen a una nueva especie resulta posible sin efecto visible sobre el fenotipo (Dobzhansky, 1956a). Cada sustitución de un gene individual durante el origen de estas especies se compensa de algún modo para impedir que se afecte el producto final del desarrollo, el fenotipo (Dobzhansky, 1956a). El grado de diferencia (y la incompatibilidad) de los complejos de las especies gemelas puede demostrarse cuando se cruzan entre ellas. En los híbridos F_1 entre *Drosophila melanogaster* y *D. simulans*, Sturtevant (1929) encontró muchas perturbaciones en el desarrollo de cerditas, aunque las pautas de las cerditas de las dos especies parentales fueran idénticas. En 167 hembras híbridas (con 334 sitios de cerditas a ambos lados del dorso) 142 eran dorsocentrales anteriores (192 faltaban), 181 dorsocentrales posteriores (faltaban 153), 192 escutelares anteriores (faltaban 142) y 198 escutelares posteriores (faltaban 136). Evidentemente las rutas de desarrollo que conducen a las pautas de las cerditas fenotípicamente idénticas de las especies parentales eran muy diferentes.

Nos llevaría demasiado lejos discutir aquí el sistema genético y de desarrollo que mantiene la constancia del fenotipo a pesar de la sustitución de genes. El mejor análisis es el del Rendel (1959) para las cerditas escutelares de *Drosophila.* El fenotipo "número normal de cerditas escutelares" está tan estrictamente canalizado que incluso una gran cantidad de sustitución genética no se traduce en un cambio visible del fenotipo.

Sólo después que el carácter se ha expulsado de la zona de canalización, comienza a responder en contra frente a la selección. El número normal de cerditas es cuatro, pero requiere unas ocho veces más cambio genético pasar de tres aristas a cinco de lo que se necesita para pasar de una cerdita a tres.

La aseveración recientemente hceha de que "*Drosophila* ha permanecido sin cambiar desde la época Eocena y que por ello no constituye un material particularmente conveniente para los estudios evolutivos" no tiene en cuenta estos hechos. La activa especiación en el género (probablemente de más de 2 000 especies), su radiación por todos los continentes y sus numerosas especializaciones (como en las islas Hawai) muestra la enorme cantidad de reconstrucción genética que se ha verificado bajo la máscara de la estabilidad fenotípica. Hay pocos fenómenos evolutivos que no pueda demostrarse que se han verificado en *Drosophila.*

La sustitución de genes sin efecto sobre el fenotipo morfológico es algo análogo a la restauración de una catedral gótica. En el curso del trabajo de reparación interminable se han sustituido muchas piedras, algunas repetidamente, desde que se construyó hace unos siete siglos. Sin embargo, el "fenotipo" del edificio medieval se mantiene inalterado. La tendencia del fenotipo morfológico a no responder a una reconstrucción de largo alcance del genotipo se manifiesta incluso por encima del nivel de las especies gemelas. El mismo "carácter" puede mantenerse por todo un género, familia o incluso una categoría superior. En muchos casos no hay ninguna razón evidente por la que un aspecto particular del fenotipo deba verse favorecido por selección, dado que un fenotipo distinto parece servir igualmente bien, en otra categoría taxonómica que coexista en el mismo medio. La interpretación de estos caracteres, no como producidos por genes específicos, sino como el subproducto de todo el complejo bien integrado de genes, mantenido junto por homeostasis genética, facilita mucho una comprensión de tales "caracteres conservadores".

Un sistema bien trabado de canalización tiende a estrechar muy gravemente el potencial evolutivo descendente. Explica la evolución paralela que, por ejemplo, ha inducido varias líneas distintas de reptiles análogos a mamíferos a cruzar, con independencia, la frontera hacia el mamífero (Fig. XIX-2). Qué genes se muten y cuándo, es "fortuito", pero el destino ulterior de tal mutación está rigurosamente controlado por el complejo de genes en que se produzca. La dirección de la evolución, por ello, no es fortuita aunque tampoco predecible.

Los efectos de los factores cohesivos sobre la selección

La selección actúa sobre fenotipos. En vista de nuestra nueva comprensión de la producción de fenotipos, por genes que están íntimamente

trabados entre sí dentro de un solo tejido estrecho mediante pleiotropía, dominancia (y supradominancia), epistasis y poligenia, resulta evidente que los efectos de la selección sobre la composición genética de los acervos de genes y sobre la variación visible de las poblaciones difieren mucho del cuadro convencional.

Selección estabilizadora. Comencemos con el supuesto simplificador de un medio constante. Algunos autores antiguos creían que esto significaría el cese de la selección. Sin duda éste no es el caso. Tengamos por cierto que puede no darse una "selección dirigida", pero que incluso en un medio normalmente estable siempre actuará la "selección estabilizadora" (Schmalhausen, 1949) (Capítulo VIII). Este concepto algo delicado se ha discutido entre otros autores por Dobzhansky (1951), Simpson (1953a), Lerner (1954, 1958) y Waddington (1957). El término simplemente se refiere al hecho de que los procesos de recombinación y de segregación que actúan en una población con una elevada variación genética, inevitablemente producen numerosos individuos que se desvían del fenotipo medio en un aspecto u otro y que tienen una menor adecuación. La discriminación contra estos individuos fenotípicamente periféricos de una población, por selección natural, se ha denominado selección estabilizadora, selección centripeta (Simpson), o selección normalizadora (Waddington).

Disponemos de muchos datos concretos que muestran que la selección trabaja para mantener un fenotipo óptimo y que discrimina en contra de todos los "fenodesviantes" (Lerner, 1954) que puedan segregarse en el curso normal de recombinación. Por ejemplo, las serpientes y lagartos no cambian el número de escamas o de escudos entre el nacimiento y la fase adulta. Sin embargo E. R. Dunn (1942) pudo mostrar que la variabilidad total de las escamas que se observa en las muestras de reptiles adultos es mucho menor que en las muestras juveniles debido a la mayor mortalidad de los tipos extremos. En la serpiente *Natrix natrix*, Mertens (1947) encontró que los variantes no habituales de las escamas postoculares suponían un 26,67 por ciento de la muestra de individuos inmaturos, pero sólo el 13 por ciento de muestra de adultos. Los inmaturos tenían un 38,33 por ciento de variantes entre los sublabiales, en tanto que los adultos sólo tenían un 23,76 por ciento. En las serpientes de agua *(Natrix)* de islas del lago Erie existe una eliminación selectiva de los individuos con bandas entre el nacimiento y la madurez, al parecer por aves enemigas (Camin y Ehrlich, 1958). En el geco de las Antillas, *Aristelliger praesignis*, existe una selección en contra de los extremos de tamaño, tanto en grande como en pequeño (Hecht, 1952). La variabilidad entre las avispas invernantes *(Vespa vulgaris)* desciende marcadamente durante la hibernación debido a la mortalidad diferencial de los extremos (Thompson y col., 1911). Los naturalistas y los biómetras han publicado numerosos ejemplos de mayor mortalidad en los tipos extremos que en el fenotipo medio. La

comunicación de Bumpus (1896) es clásica; otros trabajos han sido citados por Huxley (1942) y por Lerner (1954). Haldane (1954b) ha estudiado el tratamiento matemático de esta selección normalizadora. Todas las pruebas citadas en apoyo de esta selección no son necesariamente concluyentes. El hecho de que la dentición de leche de los mamíferos sea a veces más variable que la dentición permanente no prueba necesariamente que los juveniles más extremos mueran. Es igualmente posible que la dentición permanente posea un control de desarrollo mejor amortiguado.

Waddington (1957, 1960c) ha señalado correctamente que la selección estabilizadora tiene dos aspectos diferentes. El negativo, la eliminación de todos los individuos que son fenodesviantes, al que denomina selección normalizadora. El positivo, una selección en favor de todos los tipos de mecanismo de retrorregulación que producirían el fenotipo standard, a pesar de la considerable sustitución de genes en el genotipo y de la fluctuación ambiental, al que denomina selección canalizadora. Los dos procesos, son en cierto sentido, meramente dos aspectos de un solo proceso, dado que la selección canalizadora por necesidad, opera con ayuda de la selección normalizadora.

La efectividad de la selección estabilizadora depende de la producción de fenodesviantes y las razones genéticas para su aparición tienen, pues, un considerable interés evolutivo. Se han adelantado dos posibles explicaciones para la producción de fenodesviantes que no se excluyen necesariamente la una a la otra.

a) *Homocigosidad aumentada.* Lerner (1954) destaca el hecho de que todo tipo de reproducción interna eleva automáticamente la frecuencia de homocigotes de una población. Si la reproducción en el interior de una población misma es suficientemente fuerte conduce a una disminución de la adaptación en una especie en que normalmente se crucen las poblaciones ("depresión por reproducción dentro de unas mismas poblaciones") y a la aparición de fenotipos desviados. El aumento de homocigosidad, con frecuencia, conduce a trastornos del desarrollo además de a reducción de la resistencia a cambios ambientales (homeostasis del desarrollo) tal como se discutió en el Capítulo IX. Las poblaciones cerradas, como las estudiadas por los criadores y por los genéticos de laboratorio, son particularmente vulnerables a los efectos depresores de la homocigosidad.

b) *Trastornos del equilibrio interno.* En una población abierta existe una alta afluencia constante de genes ajenos. Éstos provocan toda suerte de efectos epistáticos, algunos de los cuales se traducen en la producción de fenotipos inferiores. Los letales sintéticos y estériles constituyen ejemplos extremos. La principal actividad de la selección estabilizadora en tales poblaciones será la eliminación de genes mal adaptados y la selección de los genes que presenten una adaptación máxima en el máximo número

posible de combinaciones (Mayr, 1954a). La existencia de una homocigosidad excesiva en tal acervo de genes resulta improbable puesto que muchos loci están normalmente ocupados por numerosos isoaleles.

Debe admitirse que es muy difícil aportar pruebas concluyentes de la gran frecuencia de isoaleles, lo que parecen haber conseguido Stern y Schaeffer (1943), Spencer (1944), Glass (1957b), Green (1959) y otros muchos autores recientes. Considerando la imposibilidad de hacer completamente isogénicas las estirpes utilizadas en estos experimentos, resulta virtualmente imposible discriminar entre isoalelismo y efectos epistáticos. Para ahondar en el estudio del problema sobre isoaleles o poligenes véase Reeve y Robertson (1953) y Mather (1954).

Estos dos modos posibles de surgir fenodesviantes en una población deben distinguirse claramente entre sí a fin de analizar la acción de la selección estabilizadora. Hay, en consecuencia, dos tipos de selección estabilizadora, ambos activos siempre, pero uno de los cuales suele ser más importante de acuerdo con la estructura genética de la población de que se trate. Si la eliminación de homocigotes es el problema principal, será baja la presión de la selección estabilizadora. Esta presión se dirigirá principalmente hacia la selección de un fondo genético que aumente la supradominancia de los heterocigotes a fin de garantizar un alto nivel de heterocigosidad. En particular, asegurará la dominancia de todas aquellas expresiones fenotípicas de genes pleiótropos que verifiquen la máxima contribución a la aptitud (Capítulo IX).

Por otra parte, si el objeto principal de la selección estabilizadora es reducir al mínimo los efectos de interacciones epistáticas trastornadoras, entonces tal selección favorecerá ciertos tipos de genes. En primer lugar, se verán favorecidos los genes que he denominado "buenos mezcladores" (Mayr, 1954a) es decir genes que efectúen una contribución positiva a la aptitud sobre el máximo número de fondos genéticos posibles. En segundo lugar se favorecerán los supergenes, es decir, combinaciones bien equilibradas de genes que estén protegidas contra la recombinación (por la supresión de entrecruzamiento). La cantidad de aumento genético dentro de un acervo dado de genes, determinará cuál de estos dos procesos de selección estabilizadora sea el más importante. Volveremos a este punto de nuevo.

Selección en un medio cambiante

El modelo que hemos discutido en el apartado anterior nos ha llevado a la conclusión de que los factores cohesivos en un acervo de genes se traducen en la selección estabilizadora, en tanto el medio se mantenga esencialmente estable. Pero ¿qué sucederá al acervo de genes integrado, si surge un nuevo factor ambiental que inicie una selección intensamente

dirigida e intente desplazar el fenotipo de su norma actual? Se trata de un caso muy bien explorado de investigación, principalmente a causa de que la mayoría de los criadores de animales y plantas intenta precisamente conseguir este desplazamiento cuando pretenden aumentar el rendimiento por hectárea de una planta o la producción anual de leche de sus vacas o de huevos de sus gallinas. Para considerar a fondo gran parte de este trabajo véase por ejemplo el 20th Cold Spring Harbor Symposium (1955) Lerner (1958), y Falconer (1960).

En la mayoría del trabajo de cría, la selección se realiza simultáneamente para un gran número de factores, en particular para la mayoría de los componentes de la aptitud. En tales casos suele ser imposible determinar lo que sucede durante el proceso de selección. Por ello, he elegido para analizarlo un caso que, aunque complejo, es más fácil de analizar debido a que concierne a una seleción intensa de un solo carácter en un animal de laboratorio. Me refiero al trabajo de vanguardia, hoy clásico, de Mather y col. sobre el número de cerditas en *Drosophila* (Mather y Harrison, 1949). El objeto de la selección era aumentar el número de cerditas (sedas) de la superficie ventral de los segmentos abdominales cuarto y quinto en *Drosophila melanogaster*. Se efectuaron dos experimentos de selección, uno para aumentar y otro para disminuir el número de cerditas (Fig. X-2). En el tronco inicial el número medio de cerditas de estos segmentos, en machos y hembras era 36 aproximadamente. La selección en favor del número menor de cerditas consiguió disminuir este promedio al cabo de 30 generaciones a 25 sedas, después de lo que la estirpe pronto se extinguió por esterilidad. Una línea masiva "baja" (mantenida sin selección) se inició con 32 sedas y se mantuvo casi estable durante 95 generaciones. Sin embargo, fracasaron todos los intentos de derivar de esta estirpe otras con un número más bajo de sedas. Las estirpes invariablemente perecían debido a esterilidad antes de que la selección hubiera podido progresar mucho. Los hechos indican que la resistencia de la línea baja a una selección mayor no se debe al agotamiento de la variabilidad genética sino, en parte, a un sistema de esterilidad equilibrado. Sin embargo, no puede excluirse la posibilidad de que los genes de este tronco que favorecen números bajos de cerditas posean un efecto depresor sobre la viabilidad en condición de homocigosis. En la "línea alta" (selección para el número de cerditas alto), al principio, se hicieron progresos de un modo rápido y constante. A las 20 generaciones, el número de cerditas había subido desde 36 a un promedio de 56, sin que existieran marcados brotes ni mesetas. Al llegar a esta altura la esterilidad comenzó a ser grave y se inició un cultivo masivo (sin selección). El número medio de sedas comenzó a caer rápidamente hasta 39 en cinco generaciones, lo que supone una pérdida del más del 80 por ciento de la ganancia conseguida en las precedentes 20 generaciones. Sin selección, esta estirpe

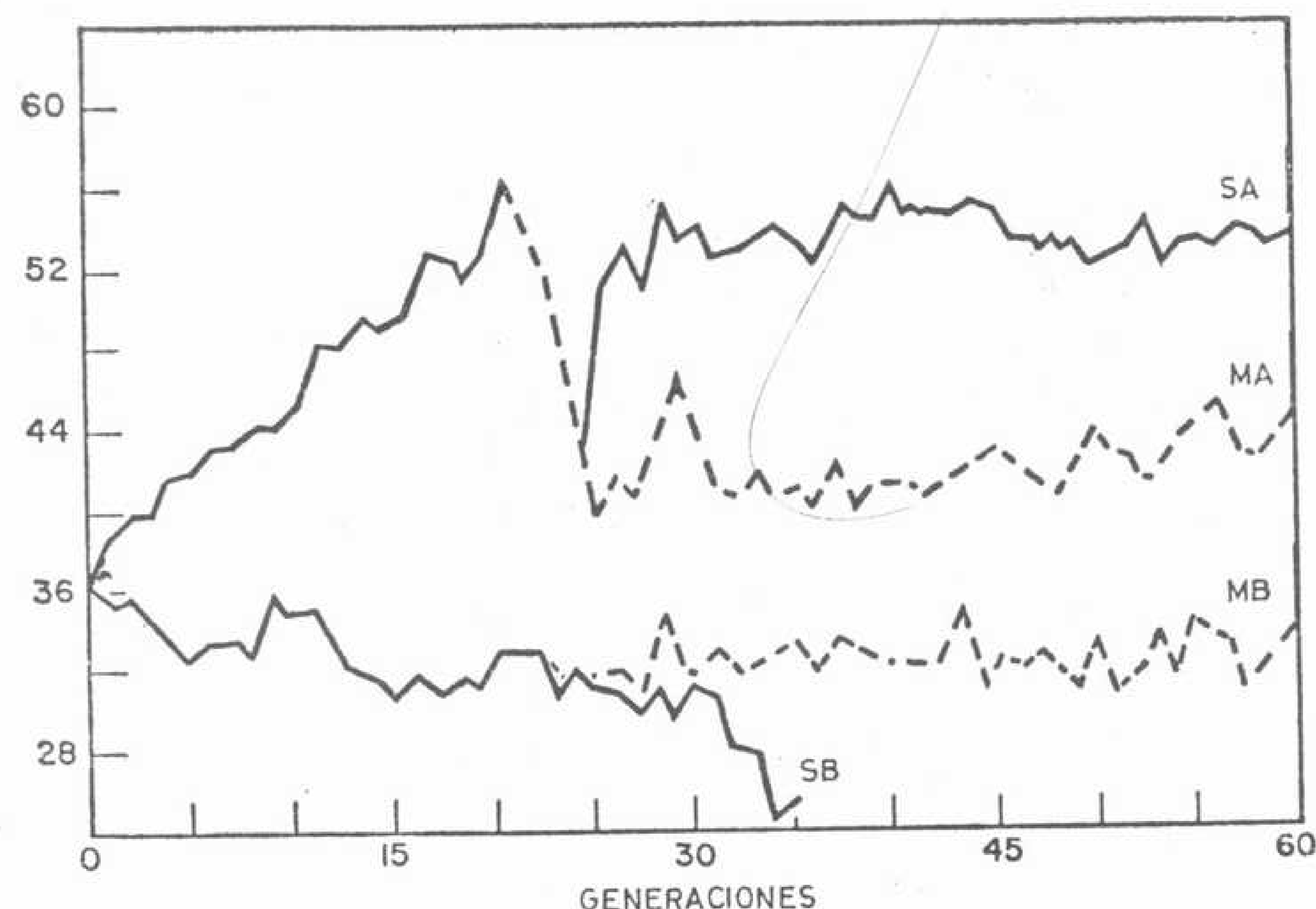


FIG. X-2. Número de cerditas en cuatro estirpes de *Drosophila melanogaster* procedente de un solo tronco parental: *SA*, estirpe de selección alta; *SB*, estirpe de selección baja; *MA*, cultivo masivo no seleccionado procedente de la estirpe alta; *MB*, cultivo masivo no seleccionado procedente de la línea baja. (Según Mather y Harrison, 1949.)

fluctuó algo arriba y abajo (llegando en la generación 29 hasta 46), pero finalmente se mantuvo aproximadamente a un promedio de 40. Se tomaron nuevas estirpes de selección alta a partir de esta línea masiva "alta". Las dos primeras (iniciadas respectivamente en la 24 y en la 27 generación) volvieron a ganar el número previo alto de cerditas tan rápidamente como lo había perdido la estirpe cuando la selección se detuvo. Sin embargo, la viabilidad había ganado mucho y pudo mantenerse una línea viable bajo presión de selección constante para el número alto de cerditas (sin conseguir, sin embargo, mucha respuesta fenotípica). Una línea masiva sacada de esta nueva línea alta, mantuvo durante unas cinco o seis generaciones su número alto de cerditas para luego caer rápidamente, como había sucedido en la primera línea masiva. Otras líneas de reselección, tomadas de la línea masiva alta original posteriormente, tuvieron mucho menos éxito, lo que indicó que la línea masiva alta se había reajustado de modo nuevo, con pérdida de las combinaciones que daban lugar a un número alto de cerditas.

Nos remitimos a la comunicación original (Mather y Harrison, 1949) para lo relativo al destino de las numerosas estirpes de selección adicionales, a los cruzamientos entre las estirpes y a los minuciosos análisis genéticos. Vamos a concentrar la atención sobre una serie de generaliza-

ciones que pueden deducirse de éste y de estudios similares (Falconer, 1960). El primer punto es la inmensa capacidad de almacenamiento del genotipo para la variabilidad. La selección fue capaz de doblar el número de cerditas aunque se trataba de una población cerrada y nunca se añadió nuevo material genético después de iniciada la selección. El segundo punto es que un carácter bien definido como es el número de cerditas abdominales depende de un elevado número de genes. El análisis genético mostró que los genes que afectan al número de cerditas pueden encontrarse en todo cromosoma y en realidad en muchos loci de cada cromosoma (Breese y Mather, 1957). El tercer punto es que toda selección intensa se traduce en varios efectos correlacionados. Algunos, como cambios en la pigmentación y en el número de espermotecas (con aumento en algunas de las estirpes), carece de efecto particular sobre la viabilidad. Otros afectan la fertilidad, la fecundidad, y la supervivencia de las larvas. La contrapresión de la selección natural se hace finalmente tan fuerte que se alcanza una meseta sin ulterior respuesta a la selección artificial. Este límite (y la misma observación se ha hecho por los criadores de animales) no se debe al agotamiento de la variabilidad genética, ya que resta una considerable varianza. Un relajación de la selección (sería más preciso hablar de un desplazamiento de la selección para aptitud alta) da lugar, a veces, a una pérdida rápida del carácter adquirido "artificialmente". Un fenotipo extremo (número alto de cerditas) sólo puede producirse por genotipos muy especializados. Tales genotipos tienden a estar desequilibrados en más de un modo, como, por ejemplo, con respecto a varios componentes de aptitud.

Un descubrimiento curioso de estos experimentos fue la existencia ocasional de un gran retardo en la respuesta a la selección. Por ejemplo, una estirpe fue incapaz de elevarse por encima del nivel de 53 o 54 sedas desde la generación 28 a la 82, a pesar de la continua selección. En las dos generaciones siguientes se elevó a 56 ó 57 sedas, donde se mantuvo durante las 50 generaciones siguientes. Otra estirpe se estabilizó en las 54 sedas durante 23 generaciones y entonces volvió a subir en pocas generaciones a una nueva meseta de 63 sedas donde se mantuvo a pesar de la continua selección. Una conducta análoga se ha observado en otras varias estirpes. Entre las varias explicaciones posibles tres parecen las más probables: mutación, sustitución de un equilibrio heterocigótico por otro diferente, y recombinaciones de secciones de cromosomas previamente inmunes al entrecruzamiento. En los casos estudiados por él, Mather se inclina por la última de las tres explicaciones, aunque las otras dos parecen concordar igualmente bien con los datos conocidos.

Homeostasis genética

Uno de los descubrimientos más interesantes de estos experimentos es la tendencia de los fenotipos a volver a la condición original cuando la selección se interrumpe después de que una población ha estado expuesta a una presión de selección intensa para un carácter fenotípico específico, sea el aumento del número de cerditas, el tamaño corporal en *Drosophila*, o el aumento del número de huevos o del tamaño del huevo en la gallina. Las numerosas observaciones de la superioridad selectiva de los intermedios morfológicos no es sino otro aspecto del mismo fenómeno. (Lerner, 1954) ha designado este fenómeno como homeostasis genética, a la que define "como la propiedad de la población de equilibrar su composición genética y de resistir ambios bruscos".* Destacando los aspectos estáticos más que los dinámicos de las propiedades conservadoras del acervo de genes, Darlington y Mather (1949) han denominado este fenómeno "inercia genética". La definición precisa y la interpretación de "homeostasis genética" está todavía en fase de discusión (Waddington, 1957; Lewontin, 1957), pero el hecho no afecta el punto esencial que señalamos aquí.

La razón de la homeostasis genética resulta evidente de las consideraciones precedentes. Un fenotipo que existe naturalmente es el producto de un genotipo que posea una larga historia de selección para la aptitud máxima. Toda selección en favor de un nuevo fenotipo obligará al abandono del genotipo integrado previamente y conducirá, así, a una disminución de la aptitud, debido o a una acumulación de recesivos homocigotes o a una disarmonía entre los genes recientemente favorecidos y el resto del genotipo. La relajación de la selección para el nuevo fenotipo permite, al menos, un regreso parcial, por selección natural, a la combinación histórica que proporcionó la máxima aptitud, en particular, de combinaciones heterocigóticas. Como subproducto se producirá un restablecimiento parcial del fenotipo original. Si la vuelta al fenotipo original es sólo parcial y se conservan algunas de las ganancias fenotípicas de la selección precedente, el hecho indica o bien que se han producido algunas fijaciones de homocigotes, o, más probablemente, que se ha escalado una cima adaptativa distinta. Esta cima alternativa es equivalente al genotipo original en lo que respecta a la adaptación general (véase Capítulo VIII) pero superior en lo que respecta al carácter fenotípico específico que se había sometido a presión de selección. La homeostasis genética puede muy bien brindar la solución de muchos fenómenos sin interpretar, como el "estancamiento" evolutivo. Si dos razas humanas emparentadas pero aisladas durante mucho tiempo conservan la misma frecuencia de las pautas de las impresiones digitales o de los genes de los grupos sanguíneos, a pesar de las numerosas presiones de selección en favor del desplazamiento de la frecuencia, pueden muy bien deberse a la superioridad de esta frecuencia determinada en el fondo genético común.

* El término *homeostasis* (Cannon 1932) se aplicó originalmente a la capacidad de un organismo de mantener ciertos estados constantes fisiológicos a niveles óptimos definidos.

La homeostasis genética determina hasta qué grado un acervo de genes puede responder a selección. Cuanto menos asociado esté con la aptitud general un aspecto particular del fenotipo, tanto mayor es la probabilidad de una respuesta a una selección, *ad hoc.* Si el carácter no contribuye a la aptitud en la naturaleza, como es el caso, por ejemplo, del número alto de cerditas en *Drosophila* o un color caprichoso en palomas y cotorras, es comprensible por qué la selección natural no ha sacado provecho de las posibilidades reveladas por la selección artificial. Cuanto más específico sea un carácter y cuanto más monogénica su base, por ejemplo la resistencia a una sustancia tóxica específica, tanto más rápidamente responderá a la selección. "Un único factor dominante o parcialmente dominante o bien genes que actúen aditivamente, si se implica más de uno, son los tipos de genes que aumentan más fácilmente por selección en una población sexual" (Crow, 1960). La resistencia a los insecticidas lo demuestra.

La aptitud misma no resulta apropiada para mostrar mucha respuesta a la selección artificial debido a que es meramente la continuación de una presión de selección constante, y es de suponer que se haya alcanzado de antiguo una meseta (A. Robertson, 1955). Sin embargo, los factores de viabilidad individual pueden responder a selección artificial, en particular en una población cerrada establecida recientemente y situada en el nuevo medio. En estirpes del parásito calcídido *Microplectron fuscipennis* cultivadas en el laboratorio, Wilkes (1947) consiguió disminuir el porcentaje de machos estériles de 35 a 2 por ciento, aumentar el promedio de descendencia por madre de 34 a 68, y otros perfeccionamientos relativos a la velocidad de desarrollo, al ovipositor y a la duración de la vida. En tales casos hay que suponer que parte del perfeccionamiento de los caracteres señalados se ha hecho a expensas de una pérdida de viabilidad general o de la resistencia específica a diversos factores del medio físico. Evidentemente todo perfeccionamiento brusco por selección debe agotar seriamente la reserva de variabilidad genética. Una población natural abierta tiene que enfrentarse con numerosas condiciones a las que no está expuesta una población de laboratorio cerrada y resguardada. Protegida de los efectos de la inmigración y de un medio adverso y variable, tal población puede hacer frente al desarrollo de genotipos que tendrían una viabilidad inferior en la natulareza. Una población cerrada puede responder a presiones de selección especiales en el medio nuevo uniforme y sobre el fondo genético estandardizado de un número fijo y limitado de genes (Beardmore, 1960).

Respuestas correlacionadas. Los criadores de animales y plantas saben

de antiguo que pueden producirse varias "respuestas correlacionadas" como consecuencia de la selección aplicada a un carácter determinado, es decir cambios en aspectos aparentemente independientes del fenotipo. Por ejemplo Darwin (1859) observó que "si el hombre actúa seleccionando y así aumentando una peculiaridad, modificará inconscientemente casi con seguridad otras partes de la estructura, debido a las misteriosas leyes de la correlación del crecimiento". El descubrimiento de la cohesión del complejo de genes y de la frecuencia de genes pleiótropos arroja alguna luz sobre esta correlación misteriosa. La aparición de esterilidad durante la selección para el cambio del número de cerditas en *Drosophila* constituye un caso típico de respuesta correlacionada. Se han registrado en la literatura reciente otras muchas respuestas (Haskell, 1954; Lerner, 1954). Las respuestas correlacionadas se producen virtualmente durante todo caso de selección, dado que la mayoría de los genes parecen afectar simultáneamente algunos componentes de la aptitud y algunos aspectos más triviales del fenotipo. El evolucionista se interesa principalmente por casos en que la selección de un carácter fisiológico produzca una respuesta correlacionada con características morfológicas. Por ejemplo estirpes de mosca común *(Musca domestica)* y de *Drosophila melanogaster* resistentes al DDT difieren entre sí y de estirpes no resistentes en varias características morfológicas (Sokal, 1959; Sokal e Hiroyoshi, 1959). La diversidad de las respuestas indica que no son los genes que brindan resistencia al DDT los responsables de los cambios morfológicos, sino más bien la reconstrucción del fenotipo total. Varias diferencias morfológicas, en particular de pigmentación, aparecidas en varias estirpes de *Drosophila melanogaster*, todas procedían de un mismo tronco, que Wallace (1954b) había sometido a diferentes dosis de irradiación por radio. Lo importante en ambos casos no es sólo la producción de cambios morfológicos sin selección para ellos, sino la rapidez de la respuesta. El tiempo transcurrido era despreciable en términos de edades geológicas.

La "respuesta correlacionada" más frecuente de una selección unilateral es un descenso en la aptitud general. Ésta importuna virtualmente en todo experimento de cría. Un caso excepcionalmente analizado es el de los pavos híbridos *(Meleagris gallopavo)*, en parte procedente del tronco doméstico que se liberó en Missouri para "reforzar" el tronco nativo exhausto. Se observó que estas aves silvestres eran inferiores a las aves salvajes en todos los aspectos de la viabilidad estudiados (Leopold, 1944). También poseían menores pesos relativos de cerebro, hipófisis, y glándulas suprarrenales. Los pavos nativos criaban nidadas mayores que los híbridos y una mayor proporción de las pavas salvajes conseguían sacar nidadas. Las cualidades comerciales de las aves domésticas se habían logrado al precio de perder cualidades que favorecen la supervivencia en estado salvaje.

Irrepetibilidad. La respuesta puede ser completamente diferente si troncos genéticos no idénticos se exponen a la misma presión de selección. Esta diversidad es la consecuencia inevitable del hecho de que el fenotipo es el producto de una interacción increíblemente intrincada de un gran número de constituyentes del genotipo. La velocidad de respuesta a la presión de selección, el nivel final de respuesta, y la existencia de respuestas correlacionadas dependerán, no sólo de la constitución original del acervo de genes, sino también de la selección de muchas rutas múltiples alternativas que se ofrecen durante cada generación. Dobzhansky (1951), Dobzhansky y Pavlovsky (1957), y Dobzhansky y Spassky (1962) han conseguido una prueba convincente de esta irrepetibilidad. Han demostrado, además, que la posibilidad de predecir aumenta con la homogeneidad inicial del acervo de genes. Como se ha descrito en los Capítulos VII y IX, la mayoría de las poblaciones de *Drosophila pseudoobscura* son polimorfas para las ordenaciones de genes en el cromosoma tercero, donde es superior la heterocigosis. Cuando una población experimental se inicia con moscas procedentes de la misma localidad que llevan ordenaciones de genes diferentes que se producen localmente, antes o después se alcanza un equilibrio predecible de sus frecuencias (Dobzhansky, 1951). Por otra parte, si la población experimental se inicia con material heterógeno, es decir, con moscas procedentes de localidades distintas o con ordenaciones de genes procedentes de diferentes poblaciones, los resultados se hacen indeterminados. En seis experimentos paralelos, en los que se mezclaron cromosomas con la ordenación *ST* procedente de California con cromosomas con la ordenación *CH* procedente de Méjico, se produjo una eliminación rápida de los cromosomas *CH* durante los primeros 100-150 días del experimento (Fig. X-3). Después de tal período, cada población se comportó de modo distinto. En cuatro poblaciones, *CH* se perdió antes o después, en tanto que en otras dos poblaciones se produjo heterosis entre *CH* y *ST* con un nivel de frecuencia de *ST* del 69 y del 80 por ciento respectivamente. El tronco fundacional de estos experimentos fue una mezcla de doce estirpes procedentes de Méjico y de quince estirpes procedentes de California. En dos de seis casos la recombinación entre estos numerosos cromosomas permitió la reunión de nuevos cromosomas equilibrados que presentaban heterosis en los heterocigotes de inversión. En una de las poblaciones los efectos de la coadaptación resultan ya notorios al cabo de tres generaciones y alcanzan el equilibrio después de diez, en la otra, al cabo de cuatro a nueve generaciones. La misma imposibilidad de predecir se ha registrado en muchos casos en el curso de experimentos paralelos de selección basados en un material más o menos heterogéneo. Por ejemplo, entre nueve líneas de *Drosophila pseudoobscura* seleccionados para un aumento en la velocidad de desarrollo, cinco estir-

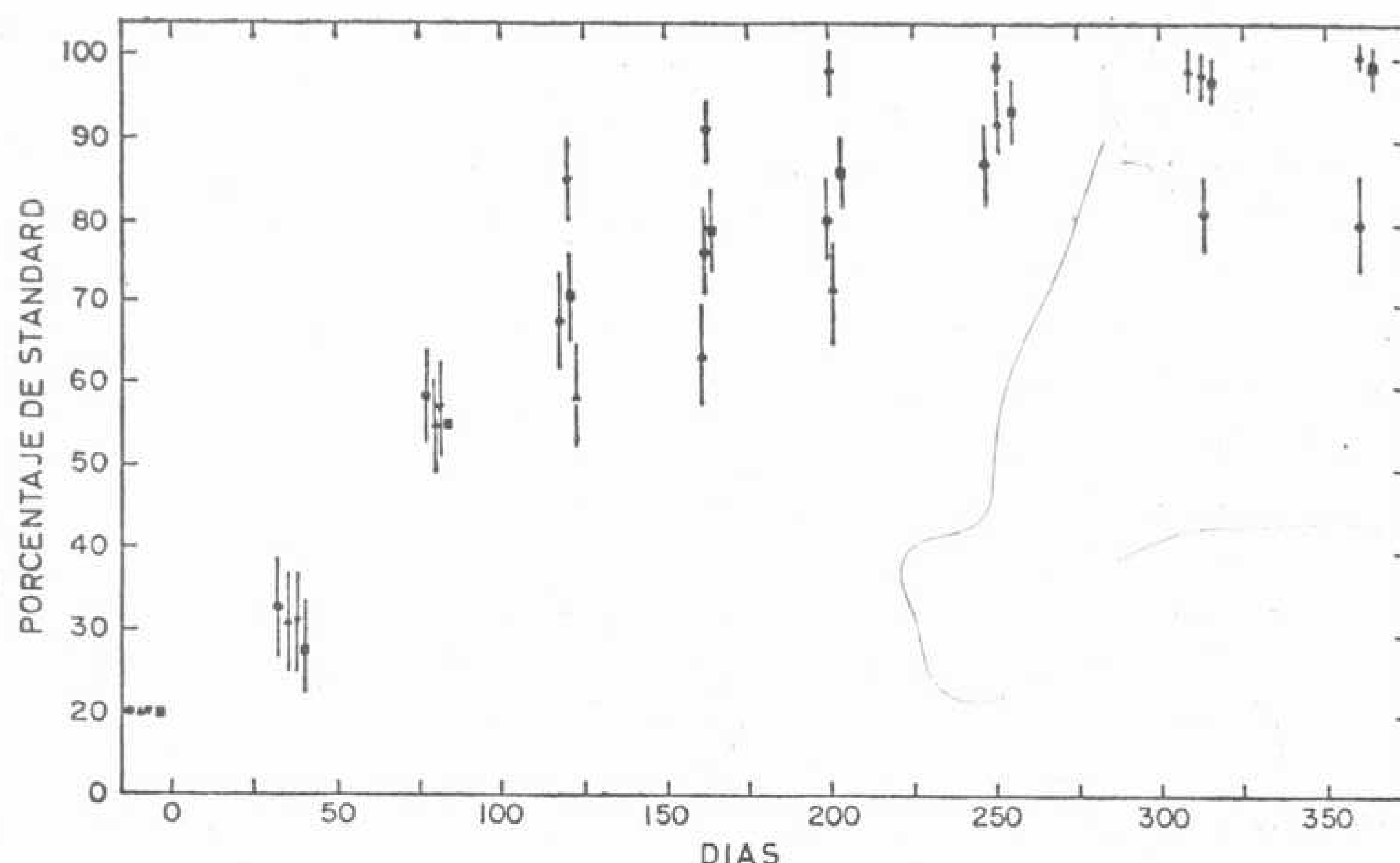


FIG. X-3. Conducta divergente de cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila pseudoobscura* con la ordenación de genes *ST* procedente de California y la ordenación *CH* procedente de Méjico. Aunque las cuatro poblaciones se iniciaron con una frecuencia del 20 por ciento de cromosomas *ST*, cada población respondió de modo distinto a la selección natural, en cuanto a la rapidez del cambio y al nivel final. (Según Dobzhansky, 1960.)

pes respondieron intensamente, dos débilmente, y dos no respondieron en absoluto al cabo de 25 generaciones de selección (Marien, 1958).

Límites a la variabilidad genética. En los primeros días de la genética, Johannsen, basándose en su labor de cruzamiento con judías, llegó a la conclusión de que la variabilidad potencial de poblaciones se agotaba rápidamente por selección. Este descubrimiento fue vigorosamente combatido por numerosos criadores de animales y plantas que, por selección, consiguieron progresos constantes de generación en generación. Hoy comprendemos la razón de esta aparente discrepancia. Johannsen trabajaba con un organismo excepcional, un tronco sumamente puro, autofecundado, y virtualmente homocigótico, en tanto que los otros criadores trabajaban con troncos muy variables de organismos sometidos a reproducción cruzada. Los experimentos de selección más recientes de Mather y de otros autores han mostrado cuánta variabilidad oculta poseen estas poblaciones. Sin embargo, este tipo de trabajo así como el prestar una exagerada atención a los heterocigotes y menospreciar los efectos epistáticos, pueden llevar al supuesto extremo de que las poblaciones son reservas virtualmente inagotables de variación genética, siempre dispuesta para ser utilizada. Muller (1950a) ha levantado dos objeciones a este punto de

vista. La primera es que la mayoría de esta variabilidad no está dispuesta para la selección puesto que la segregación de homocigotes recesivos sólo se produce con una velocidad muy baja y la segunda es que la velocidad de acumulación disminuye considerablemente por lo incompleto de la condición recesiva. Estos argumentos son totalmente válidos, pero no toman en cuenta, de modo conveniente, el enorme aumento de la capacidad de almacenamiento debido a la interacción génica y a la heterogeneidad ambiental.

Nos estamos ahora acercando a un punto de vista más ponderado sobre este tema. Existen numerosos factores que contribuyen a aumentar la capacidad de almacenamiento del acervo de genes (véase Capítulo IX), y, sin embargo, hay que insistir mucho en que esta capacidad tiene límites graves. Por una parte, la homeostasis del desarrollo tiene límites y todos los genes que producen fenotipos extremos se ven amenazados por una selección normalizadora. Por otra parte, hay diferencias de aptitud (como hemos visto antes) incluso entre combinaciones de genes que producen fenotipos que no se distinguen a la vista. En consecuencia, sólo se acumularán en un acervo de genes aquellos genes que contribuyan a la aptitud y que ayuden a producir un fenotipo armonioso y bien adaptado. Las intenciones epistáticas estrechan la capacidad del almacenamiento genético con más intensidad que ningún otro factor. La mejor prueba de la extendida incompatibilidad entre genes y complejos de genes nos la brindan los cruzamientos entre poblaciones de la misma especie, que hemos descrito antes. Cada población local es un sistema integrado separado, que sólo puede acumular la cantidad de variabilidad genética que pueda combinarse dentro de un complejo de genes armonioso. La estrechez de los cinturones secundarios de híbridos (Capítulo XIII) constituye una prueba más de esta incompatibilidad de genes. Donde se haya formado una población híbrida aislada entre dos poblaciones parentales distintas pero fecundas entre sí, un período de "coadaptación" puede conducir a la eliminación de la mayoría de los elementos inarmónicos. En poblaciones híbridas artificiales entre las "especies" *Drosophila arizonensis* y *D. mojavensis*, los cromosomas *mojavensis* suelen mostrarse superiores. El cromosoma *X arizonensis* suele perderse totalmente y los cromosomas segundo y tercero conservarse sólo por heterosis con los cromosomas *mojavensis* (Mettler, 1957). Hay una carencia de homocigotes de estos cromosomas *arizonensis*.

La variabilidad genética está limitada hasta tal grado que sistemas heteróticos que coexistan en una población pueden interactuar de modo perjudicial cuando se reúnan en un solo individuo. Un caso particularmente bien analizado es el de las ordenaciones de genes en *Moraba scurra* (Lewontin y White, 1960). Haldane (1957) y Stone y col. (1960) han discutido los límites del número de sistemas heteróticos que pueden coexistir en una sola población. Esta grave limitación de la variabilidad

genética explica, en parte, las bruscas soluciones de continuidad que encontramos entre especies y también por qué cada población tiene un complejo de genes particular. Finalmente, esta limitación demuestra por qué la especiación, la creación de nuevos acervos de genes, no supone una tan gran pérdida de variabilidad genética como con frecuencia se pretende (Heuts, 1952).

En el momento actual no hay modo de determinar el límite superior de la capacidad de almacenamiento genético de una especie. Poca duda cabe de que las especies con éxito, extendidas, y casi panmixtas, pagan su éxito de muchos modos. La elevada frecuencia, en estas especies, de cromosomas letales en condición de homocigosis, puede ser uno de estos castigos, en particular si un porcentaje apreciable de estos cromosomas son letales sintéticos. La frecuencia con que se dan dispositivos que podan la recombinación y que "encierran" combinaciones favorables de genes, puede constituir otro indicio de la rebaja del flujo de genes y de la excesiva variabilidad genética en tales especies. Las ordenaciones invertidas de genes en *Drosophila* constituyen uno de estos dispositivos de "encierro". "El principal efecto genético de las inversiones es la supresión de la recombinación de genes situados en los cromosomas implicados en la heterocigosis de inversión. Si la gran aptitud, la heterosis, de los heterocigotes de inversión se debe a la interacción del complejo de genes portados en los cromosomas, entonces la conservación de estos complejos de genes como unidades resulta ventajosa. El entrecruzamiento y la recombinación de genes rompería estos complejos de genes" (Dobzhansky, 1951). Wallace (1953) muestra que, si tres ordenaciones de genes superpuestos consisten en una localidad, se ofrece una oportunidad para una transferencia seriada de genes y, así, para una destrucción de las ordenaciones de genes coadaptadas. Este autor señala que, de acuerdo con este argumento, no se encuentran más que dos ordenaciones superpuestas con gran frecuencia en cada localidad, en la mayoría de las especies de *Drosophila*. Sin embargo, hay excepciones como señalan Levitan, Carson y Stalker (1954). Wallace (1959) ha considerado estas excepciones en una interpretación revisada. Otros dispositivos citogenéticos también parecen poseer la función de impedir la separación de complejos de genes coadaptados, por recombinación. Todo mecanismo que impida la separación de genes por recombinación hará que tal bloque de genes se herede como si fuera un solo gene (supergene).

Resumen

Nuestros descubrimientos sobre la cohesión genética de acervos de genes pueden resumirse en las siguientes afirmaciones:

1) Un considerable número, tal vez la mayoría, de loci de una especie está representado en cada población por varios aleles. La mayoría de éstos son los denominados isoaleles y producen fenotipos indistinguibles. Cada individuo es, por tanto, de modo normal sumamente heterocigótico. Dado que muchos genes se producen en poblaciones naturales de modo primario en condición heterocigótica, tal fondo genético se verá favorecido por una selección que exalte el valor selectivo de estos genes en condición heterocigótica.

2) El fenotipo es el producto de la interacción armoniosa de todos los genes. El genotipo es un "equipo fisiológico" en el que un gene puede aportar una contribución máxima a la aptitud elaborando su "producto de gene" químico en la cantidad necesaria y en el momento en el que se necesite en el desarrollo. Existe una extensa interacción, no sólo entre los aleles de un locus, sino también entre loci. La principal sede de estas interacciones epistáticas es la ruta de desarrollo. La selección natural tiende a reunir los genes que constituyen un sistema equilibrado. Los procesos mediante los cuales se acumulan en el acervo de genes, genes que colaboran armoniosamente se denomina "integración" o "coadaptación". El resultado de esta selección se ha denominado "equilibrio interno". Cada gene favorecerá la selección del fondo genético sobre el que efectúe la contribución máxima a la aptitud. Así pues, la aptitud de un gene depende de la totalidad de su fondo genético y está regulado por esta totalidad.

3) El resultado de la selección coadaptadora es un complejo de genes armoniosamente integrado. La cooperación de los genes puede verificarse en muchos niveles, el del cromosoma, el del núcleo, el de la célula, el del tejido, el del órgano y el del organismo completo. La naturaleza de los mecanismos funcionales de la interacción fisiológica no ofrece sino un interés secundario para el evolucionista cuyo tema principal es la viabilidad del producto final, el fenotipo.

4) Existe un límite superior definido a la cantidad de diversidad genética que puede incorporarse en un solo acervo de genes.

5) Muchos dispositivos tienden a mantener el *status quo* de los acervos de genes, en cantidad y cualidad. El límite inferior de la diversidad genética está determinado por la ventaja frecuente de la heterocigosidad (y la desventaja muy acusada de la acumulación de homocigotes en condiciones variables o duras). El límite superior está determinado por el hecho de que sólo pueden incorporarse genes que sean capaces de "coadaptarse" armoniosamente. Ningún gene tiene un valor selectivo fijo; el mismo gene puede conferir una elevada aptitud sobre un fondo genético dado y ser virtualmente letal en otro (teoría genética de la relatividad).

6) El fenotipo es el subproducto de una larga historia de selección y está por ello bien adaptado. El efecto de la selección será normalmente estabilizar o normalizar este fenotipo. Como este fenotipo, bien integrado,

está adaptado a prestar una contribución máxima a la aptitud, se resistirá a cambiar (inercia, hemeostasis genética) frente a nuevas presiones de selección.

7) El resultado de esta estrecha interdependencia de todos los genes en un acervo de genes es una íntima cohesión. No puede cambiar la frecuencia de ningún gene ni añadirse ningún gene al acervo de genes sin que cause un efecto sobre el genotipo como un todo e indirectamente sobre el valor selectivo de otros genes.

8) Una elevación brusca del aumento de genes en un acervo de genes, por ejemplo por hibridación, se traduce inevitablemente en un trastorno del equilibrio interno y en la producción de muchos genotipos de menor viabilidad. Las combinaciones no armoniosas se eliminarán por selección natural hasta alcanzar un nuevo equilibrio.

9) La cohesión del acervo de genes se traduce en varias respuestas características a nuevas presiones de selección. La cantidad de respuesta a la selección es impredecible debido a que distintos genotipos tienen diferentes respuestas fenotípicas correlacionadas, en particular con respecto a la aptitud. La singularidad de cada cromosoma, de cada individuo (en especies sexuales) y de cada población se traduce en una inmensa diversidad de respuestas a la selección.

Capítulo XI

VARIACIÓN GEOGRÁFICA

El estudio de la variación individual ha revelado el error del concepto que considera a todos los individuos de una especie como réplicas de un tipo. Este concepto tipológico de la especie está, además, desacreditado por los descubrimientos presentados en este capítulo. Estos descubrimientos muestran que la variación no sólo se produce dentro de las poblaciones sino entre poblaciones. La existencia de diferencias entre poblaciones de una especie dada, segregadas en el espacio, se denomina *variación geográfica*. Destacar el calificativo "geográfica" tiene razones históricas porque el fenómeno se descubrió al comparar ejemplares de poblaciones muy distanciadas entre sí. Hoy sabemos que hay también poblaciones vecinas que difieren entre sí, y que, en realidad, en organismos que se reproducen sexualmente, no se encuentran dos demos idénticos. Sin embargo, algunos autores prefieren un término distinto para la variación local entre demos vecinos a la que llaman "variación microgeográfica" o "variación espacial". En este libro, el término variación geográfica se usa en el sentido más amplio posible, para incluir todas las diferencias de poblaciones separadas en el espacio.

Es muy corto el número de especies de animales en las que un análisis bastante elemental no haya conseguido establecer, al menos, alguna variación geográfica. La variación geográfica puede, por tanto, considerarse un fenómeno universal en el reino animal. Su existencia era muy conocida por Linneo, Pallas, Esper y otros fundadores de la sistemática animal. Lamarck (1815) la describe del modo siguiente:

> Supongamos que una persona se desplaza lentamente sobre la superficie de la tierra, especialmente de norte a sur, deteniéndose de vez en cuando para observar; invariablemente observará que las *especies* varían poco a poco y tanto más cuanto más se aleje del punto de partida. Observará que siguen, en cierto sentido, a las variaciones de las localidades mismas, a las condiciones que ofrecen, de exposición o de abrigo, etc. A veces se observará incluso que se producen variedades no sólo por las costumbres requeridas por las condiciones, sino por costumbres adquiridas accidentalmente o de

otro modo. Así pues, el hombre, que está sometido por su organización a las leyes de la naturaleza, muestra, él mismo, variedades notables dentro de su especie entre las cuales algunas parecen debidas a las causas últimamente mencionadas.

La significación biológica de las diferencias genéticas (y habitualmente también fenotípicas) entre poblaciones de una especie sólo se ha apreciado plenamente en los últimos decenios. El estudio de la variación geográfica ha ayudado a colmar las lagunas entre la genética, que estudia la dinámica de los factores genéticos dentro de poblaciones, y la paleontología, que estudia los fenómenos evolutivos de las categorías superiores. Ha proporcionado claves para la solución de algunos de los enigmas evolutivos más difíciles de resolver, en particular el de la multiplicación de las especies. Ha contribuido al desarrollo de una nueva rama de biología, la genética de poblaciones. En vista de su importancia parece justificado prestar considerable espacio al estudio y discusión de la variación geográfica. Como revisiones previas del tema consúltese Rensch, 1929, 1934, Huxley, 1942 y Mayr, 1942 (Capítulos III y IV).

La base genética de la variación geográfica. La evolución, según De Vries, Bateson, y otros mendelianos del principio, se debe a mutaciones espectaculares. La existencia de variación geográfica ha sido una fuente de considerables dificultades para estos mutacionistas. El hecho de que las poblaciones de diferentes partes del ámbito de una especie difieran entre ellas por caracteres "graduales" y el hecho de que estas diferencias sean tanto mayores cuanto mayores sean las distancias, estaba en tan completa contradicción con la interpretación "mutacionista" de la especiación que ha obligado a los mutacionistas a negar la naturaleza genética de esta variación. La generación actual de evolucionistas difícilmente percibe el enorme impacto de la demostración de que las pequeñas diferencias entre razas geográficas tienen una base genética, efectuada por Schmidt (1918) para el pez *Zoarces*, por Goldschmidt (1912-1932) para la polilla egipcia *(Lymantria dispar)* y por Sumner (1915-1930) para el ratón *Peromyscus*. Este descubrimiento había sido anticipado ya por naturalistas que habían observado que, si se transporta un animal de su habitat nativo a un parque zoológico que se encuentre en una localidad distinta, el hecho rara vez afecta a su fenotipo o al de sus descendientes. Los datos de la base genética de la variación geográfica acumulados desde las investigaciones de vanguardia de Schmidt (1918), Goldschmidt (1934), y Sumner (1932) son demasiado numerosos para citarlos con detalle (véase también Rensch, 1954:28; Dobzhansky, 1951). En este campo destaca el trabajo de Gordon, 1947, sobre peces del género *Xiphophorus*, el de Dice y su escuela (Blair, 1950) sobre ratones del género *Peromyscus*, sobre varios géneros de lepidópteros (Ford, 1953; Remington, 1954) y sobre numerosas especies de *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952). La singularidad genética de cada población local

es una consecuencia inevitable de la reproducción sexual. Como no hay dos individuos que sean genéticamente idénticos, no cabe esperar que dos grupos de individuos sean nunca idénticos. Si viven en medios ligeramente distintos, como la mayoría de las poblaciones distribuidas geográficamente, es de esperar que tales diferencias se acentúen.

Sin embargo, hay que evitar el otro extremo, el supuesto implícito de que todas las diferencias fenotípicas entre poblaciones tengan una base genética. Esto no es necesariamente cierto. En el Capítulo VII, hemos registrado numerosos ejemplos de diferencias fenotípicas producidas por cambios de las condiciones ambientales más que por cambios del genotipo. Así se ha observado en peces, saltamontes, chinches de agua (hemípteros), mariposas (razas estacionales), y en diversos organismos de agua dulce (ciclomorfismo). Debe tenerse una especial precaución al estudiar la variación geográfica de los organismos sometidos a tal modificación no genética del fenotipo.

Aspectos descriptivos de la variación geográfica

El estudio de la variación geográfica comenzó como subproducto de la investigación taxonómica. El sistemático, al comparar diferentes ejemplares o muestras de poblaciones, necesita determinar si pertenecen o no a la misma especie. En el curso de estas comparaciones, con frecuencia se ve obligado a comparar ejemplares procedentes de diferentes partes del espacio ocupado por una especie y registra en la literatura todas las diferencias que encuentra. En vista de la simplicidad del método no es sorprendente que encontremos datos de variación geográfica desde tiempos de Linneo y antes. El interés por el fenómeno aumentó rápidamente durante el período 1830-1870 a medida que crecía el tamaño de las colecciones estudiadas y que las distintas partes dentro del ámbito de la especie se representaban cada vez mejor. No podemos ni esbozar un tratamiento histórico, pero deben mencionarse algunos de los investigadores de vanguardia en el campo: Para los mamíferos J. A. Allen, Osgood, y Sumner; para las aves Gloger, Schlegel, Baird, Coues, Seebohm, Kleinschmidt, y Hartert; para los peces Heincke, Schmidt, D. S. Jordan y Hubbs; para los insectos, Wagner, Eimer, Staudinger, Standfuss y K. Jordan. Los investigadores de los caracoles se sintieron particularmente empujados al estudio de la variación geográfica. Rossmässler y Kobelt estudiaron cadenas de "especies" mediterráneas; Gulick estudió la notable variabilidad de *Achatinella* en las islas Hawai y Sarasini cadenas de especies en las Célebes; Crampton seleccionó el género polinesio *Partula* para sus estudios biométricos clásicos (para *Partula* véase también Lundman, 1947 y Bailey, 1956).

Actualmente ninguna labor taxonómica básica sobre los grupos mejor

conocidos de animales deja de incluir datos sobre la variación geográfica de las especies tratadas. Una lista de tales publicaciones equivaldría a un catálogo de la moderna literatura taxonómica. Se han publicado revisiones de parte de esta literatura, por ejemplo, sobre los animales de caza (Voipio, 1950, aves (Mayr, 1951a), e insectos (Hubbell, 1956). Las revisiones más recientes sobre los fascinantes lagartos insulares *(Lacerta)* del Mediterráneo se deben a Radovanovic (1956) y Buchholz (1954). Hay numerosas comunicaciones excelentes sobre la variación geográfica de los reptiles de Norteamérica. Entre las innumerables investigaciones sobre insectos pueden mencionarse las comunicaciones de Hubbell (1956), Rensch (1943) y O. Park (1948) sobre coleópteros, la de Michener (1947b) sobre la abeja *Hoplitis albifrons*, la de Lorkovic (1953) sobre *Erebia* y las de Saccà (1953, 1956ss.) sobre la mosca doméstica *Musca* y sus razas geográficas. Los análisis biométricos con frecuencia revelan variación geográfica que si no, no se apreciaría (Götz, 1959).

El estudio de la variación geográfica en los organismos de agua dulce presenta una dificultad particular por la gran capacidad de muchas especies de no presentar modificación agenética del fenotipo. Para distinguir la aportación agenética de la genética han trabajado intensamente muchos investigadores recientes. Entre los estudios sobre la variación geográfica de especies de agua dulce pueden citarse Ernst (1952) sobre *Triton*, Gordon (1947) sobre *Xiphophorus*, Miller (1948, 1955), Hubbs (1922), y Heuts (1947) sobre otros géneros de peces, Hubendick (1951) y Forbes y Crampton (1942) sobre *Lymnaea*, Kiefer (1952) y Tonolli (1949) sobre copépodos y Brooks (1957a) sobre *Daphnia*. Se encuentra incluso entre protozoos (Gause y col., 1942).

Excepto en algunos importantes peces alimenticios, particularmente el arenque y la sardina, más bien se ha descuidado el estudio de la variación geográfica de animales marinos. La labor de vanguardia de Heincke y de Schmidt fue seguida por los estudios de Schnakenbeck (1931) sobre razas locales de arenque *(Clupea harengus)*, estudios cuya interpretación todavía se discute (por ejemplo véase Blaxter, 1958, Wielinga, 1958).

Se han conseguido muchos datos sobre la variación geográfica de animales marinos que están dispersos en la literatura taxonómica, como ha señalado, por ejemplo, Rensch (1947). Los conocidos equinodermos, con sus numerosos caracteres taxonómicos, constituyen un material particularmente apropiado (Tortonese, 1948, 1950; Mayr, 1954b; Vasseur, 1952). La frecuencia de la variación geográfica entre plantas, que se expresa tanto en variación local (con frecuencia ecotípica) como una variación regional más amplia, es un hecho bien confirmado (Stebbins, 1950; White, 1962).

Variación microgeográfica. Uno de los resultados bastante inesperados de recientes estudios, es la gran localización de poblaciones fenotípicamente distintas en algunas especies. Gulick (1905) señaló ya hace tiempo

que cada valle o loma de Oahu (Hawai) tiene sus propios *Achatinella* característicos (véase también Welch, 1938, 1942, 1958), y Crampton (1916, 1932) lo ha confirmado para los caracoles *Partula* de las islas Sociedad (Tahití y otras). Tal vez no sea totalmente sorprendente encontrar una elevada localización en animales tan sedentarios como estos caracoles. Sin embargo, se ha demostrado también una localización considerable en animales sumamente movibles como son los ratones del género *Peromyscus* (Dice, 1940; Hayne, 1950; Blair, 1950), y *Drosophila* (Dobzhansky, 1951; Patterson y Stone, 1952). Tres poblaciones chinas de moscas *Chironomus*, separadas sólo por 3,5 km en un caso y 7,5 km en otro, diferían apreciablemente en sus cromosomas (Hsu y Liu, 1948); y lo mismo se observó en poblaciones adyacentes del género de saltamontes australiano *Moraba* (White, 1957b). En casos extremos es posible demostrar diferencias en poblaciones que viven distanciadas sólo unos metros. En el caracol con bandas *Cepaea nemoralis*, por ejemplo, Shappard (1952a) encontró que una población que vivía en una calzada con seto era completamente distinta de la población de una pradera adyacente (Fig. IX-4), y Lamotte (1951) calculó que el diámetro de un demo de esta especie, incluso en un terreno relativamente homogéneo, es sólo de unos 50 metros. De varias razas y especies de peces de agua dulce se sabe que están restringidas a una sola fuente (Gordon, 1947; Miller, 1948; Clark Hubbs y Springer, 1957). La selección de habitat por genotipos (Capítulo IX) puede acentuar diferencias locales. Por otra parte, parece que no se sabe nada de animales que corresponden a la localización extrema de ecotipos determinados genéticamente que se encuentran en algunas especies de plantas, donde la localización con frecuencia está reforzada por autofecundación o por otras formas de cruzamiento intrapoblacional extremo.

Cantidad comparada de variación geográfica. No hay dos especies ni caracteres que concuerden en su pauta de variación geográfica. Las generalizaciones de los factores que regulan la variación geográfica puede deducirse de estudios comparados en grupos de animales bien conocidos taxonómicamente. Un análisis de la cantidad de variación geográfica en una sola familia resulta muy esclarecedor.

La pequeña familia de los drongos *(Dicruridae)* se ha analizado cuantitativamente por Mayr y Vaurie (1948). Las 20 especies de esta familia de aves del Antiguo Continente se extiende desde África a través de la India hasta el Norte de China, Australia y las islas Salomón. Aunque todas las especies son negras, negruzcas o grises, partes del plumaje pueden resultar blancas en ciertas subespecies de algunas de estas especies, y el tono de gris así como el reflejo del plumaje negro brillante puede variar geográficamente. De las 20 especies, 13 muestran una acusada variación geográfica de tamaño (longitud del ala de los machos adultos). De las siete que no muestran variación apreciable, cinco estaban restringidas cada una a una

sola isla bastante pequeña. De las dos especies continentales sin visible variación geográfica, una es fuertemente migratoria. Aspectos muy diferentes del fenotipo participan en la variación geográfica. Por ejemplo, varía el color del iris dentro de una misma especie que es rojo, blanco o pardo en diversas partes del ámbito. Las proporciones o los caracteres estructurales pueden variar. Los drongos son aves con cola larga, cuya longitud y forma varía geográficamente en la mayoría de las especies. Lo mismo puede decirse de la forma y tamaño de la cresta en las especies que la poseen. Todavía nos ha proporcionado análisis más detallados Petersen (1947a) de 16 especies de los lepidópteros finoescandinavos. No pueden descubrirse variaciones geográficas en tres especies, de las cuales dos sólo difieren en tamaño, mientras que las once restantes lo hacen en varios caracteres.

Variación cronológica. Lo dicho de la variación geográfica se aplica también a la variación en el tiempo. Siempre que se comparan muestras de la misma especie procedentes de diferentes niveles en el tiempo (horizontes geológicos) encontramos, casi sin excepción, diferencias. Tal variación es a veces irregular, a veces muestra tendencias definidas ("cronoclinos") aunque habitualmente sólo para algunos caracteres y períodos limitados antes de que estas tendencias se modifiquen o inviertan.

Ausencia de variación geográfica. La estructura en poblaciones de las especies y la necesidad de variación local nos llevaría a suponer que la variación geográfica es un fenómeno universal. Sin embargo, en todos los grupos de animales se encuentran algunas especies sin variación geográfica visible. En la mayoría de los casos, el hecho se debe a un estudio insuficiente. Un análisis biométrico adecuado ha revelado variación geográfica incluso en el género *Drosophila* notoriamente uniforme en su morfología (Stalker y Carson, 1947; Prevosti, 1954; Teissier, 1958). En otros casos, en los que la variación morfológica no se ha establecido todavía de modo definitivo, por ejemplo en *Drosophila pseudoobscura*, se ha demostrado, por análisis genético y citológico, que existe una acusada variación geográfica en muchos caracteres crípticos.

Los casos relativamente escasos de ausencia total de variación geográfica (y también la mayoría de los casos de variación muy ligera) pueden explicarse por una de las siguientes cuatro posibilidades, o por una combinación de ellas:

1) El margen total de las especies es tan pequeño que no ofrece oportunidad de variación geográfica. El medio del área de la especie es esencialmente uniforme. El estornino de Rothschild *(Leucopsar rothschildi)*, por ejemplo, está restringido a un área muy reducida al noroeste de Bali (que ella misma es una isla pequeña). El cerrojillo de Kirtland *(Dendroica kirtlandi)* sólo se da en contadas comarcas de Michigan (Mayfield, 1960;

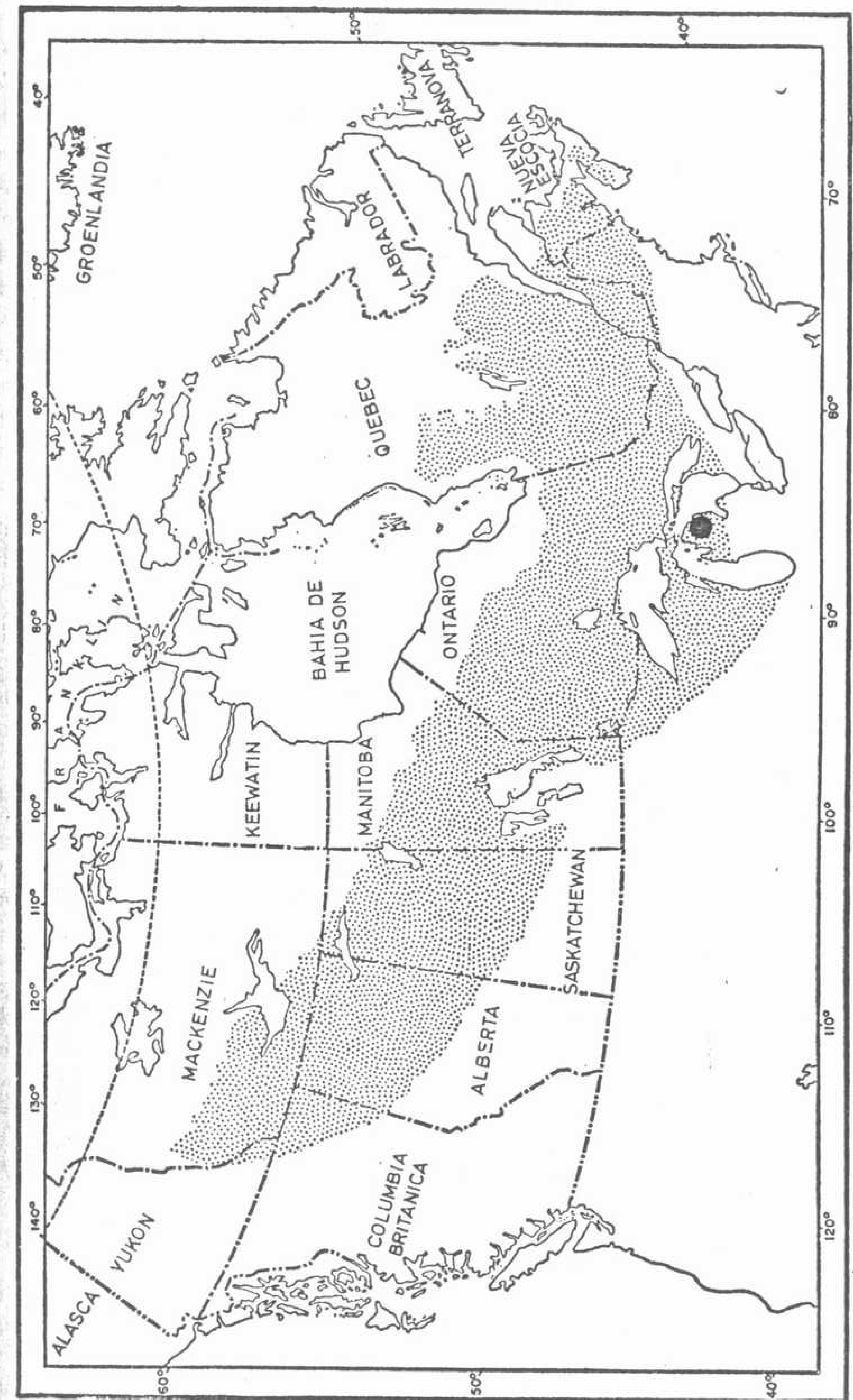


FIG. XI-1. La mancha grande indica el área de anidamiento del cerrojillo de Kirtland (*Dendroica kirtlandi*), que comprende sólo una diminuta fracción del margen de su habitat, bosques de pinos (punteado). (Según Mayfield, 1960.)

Fig. XI-1). Varias especies de peces de agua dulce sólo se encuentran en una única fuente.

2) El medio de dispersión es tan grande que la especie es virtualmente panmixta, cualquiera que sea la extensión de su ámbito. Así puede suceder para muchos de los organismos de agua dulce "cosmopolitas", muy pequeños como protozoos, rotíferos, tardígrados, cladóceros, etc. Lo mismo parece resultar para ciertos patos. La mayoría de las especies migratorias del género *Dendroica* de cerrojillos de Norteamérica es invariable geográficamente (Fig. XVIII-2).

3) El fenotipo es estable. El caso de las especies gemelas demuestra que poca variación genética penetra dentro del fenotipo en presencia de fuertes dispositivos homeostáticos. Probablemente la mayor parte de la falta aparente (o de la escasez) de variación geográfica se debe a tal homeostasis de desarrollo.

4) El genotipo es estable. A veces se ha postulado que las formas antiguas, como *Limulus*, han perdido toda la mutabilidad. No hay pruebas que abonen esta "explicación" frecuentemente propuesta, pero tampoco hay nada en contra. A falta de toda prueba es más fácil creer que la uniformidad en el espacio de tiempo se debe a un "sistema amortiguador" sumamente perfeccionado, en otras palabras, a homeostasis genética.

La falta de variación geográfica, pues, puede atribuirse, o a una condición esencialmente panmixta de las poblaciones de la especie o a una penetrancia baja de la variación genética, combinada con selección estabilizadora. Sigue siendo un completo misterio por qué algunas especies tienen una acusada variación fenotípica, mientras que otras con una estructura de poblaciones similar carecen de ella (debida a los factores 3 y 4).

¿Qué caracteres son geográficamente variables?

Puede aseverarse que todo carácter, sea externo o interno, morfológico o fisiológico, puede variar geográficamente. Muchos ejemplos de variación geográfica se han recogido en la literatura (Mayr, 1942; Huxley, 1942).

Morfología externa

Tamaño y proporciones. El tamaño tal vez sea el carácter más universalmente sujeto a variación geográfica. Varía virtualmente en toda especie de animales que posea un amplio margen geográfico.

Las proporciones también varían mucho en la gran mayoría de las especies animales. Para sólo citar un ejemplo, la cola del drongo asiático-australiano, *Dicrurus hottentottus*, tiene la siguiente longitud respecto a la del ala (= 100) en diversas localidades: Samar-Leyte 66-71; Sumatra 69-71; Sumbawa 78-82; Asia continental 78-85; Nueva Guinea 84-94; Molucas 100-112; Timor 111-114; Tablas (Filipinas), 116-134, y Nueva Irlanda 202-213 (Vaurie, 1949). Ciertas regularidades en la variación de las proporciones se discutirán luego al estudiar la regla de Allen.

Estructuras epidérmicas. Todas las estructuras de las superficies exteriores de los animales se sabe que varían geográficamente. En los mamíferos se incluyen, la longitud, espesor forma y distribución del pelo, el tamaño y forma de las astas o cuerno en los antílopes, ciervos y caribús; en los reptiles el número y forma de las escamas; en los anfibios la estructura de la piel; en los insectos la superficie de la cubierta esclerótica, por ejemplo el relieve de los élitros de los coleópteros o las escamas de las alas de las mariposas; en los caracoles la presencia o ausencia de espinas y arrugas; y así sucesivamente. Muy frecuentemente las diferencias dentro de una sola especie son tan grandes como entre especies y a veces como entre géneros.

Pautas de coloración. La pauta de color resulta particularmente importante en los animales en los que la visión desempeña un papel importante como en aves, ciertos reptiles, peces e insectos, pero cierta cantidad de variación geográfica en el tono de color se observa en casi todos los grupos de animales. Notables diferencias pueden darse en un área muy restringida, como lo ilustra la variación dentro de *Zosterops rendovae* (Tabla XI-1).

TABLA XI-1. *Variación geográfica notoria en un archipiélago* (Zosterops rendovae)*

Subespecie	*Anillo ocular*	*Pico*	*Negro sobre la frente*	*Vientre*	*Verde en el pecho*
a) *vellalavellae*	Grande	Amarillo	Nada	Blanco	Poco
b) *splendida*	Grande	Negro	Mucho	Amarillo	Nada
c) *luteirostris*	Grande	Amarillo	Poco	Amarillo	Nada
d) *rendovae*	Falta	Negro	Nada	Amarillo	Mucho
e) *tetiparia*	Falta	Negro	Nada	Blanco	Mucho
f) *kulambangrae*	Pequeño	Negro	Poco	Amarillo	Poco

* Esta especie politípica a veces se trata como una superespecie con cuatro especies: *a*), *b*), *c*) y *d-f*).

Véase también la tabla XVIII-1.

La pauta de color o el color de un animal dado consta de muchos elementos unitarios. Éstos con frecuencia varían con independencia dentro del margen de la especie. La variación geográfica de *Lalage* (Mayr y Ripley, 1941; Fig. XI-2), *Rhipidura* (Mayr y Moynihan, 1946). *Pachycephala* (Mayr, 1932a,b; Galbraith, 1956) y *Ptilinopus* (Ripley y Birckhead, 1942; Cain, 1954b) ofrecen un cuadro rico del tipo de cambios que se inducen en las aves por variación geográfica. Cain ha hecho un análisis

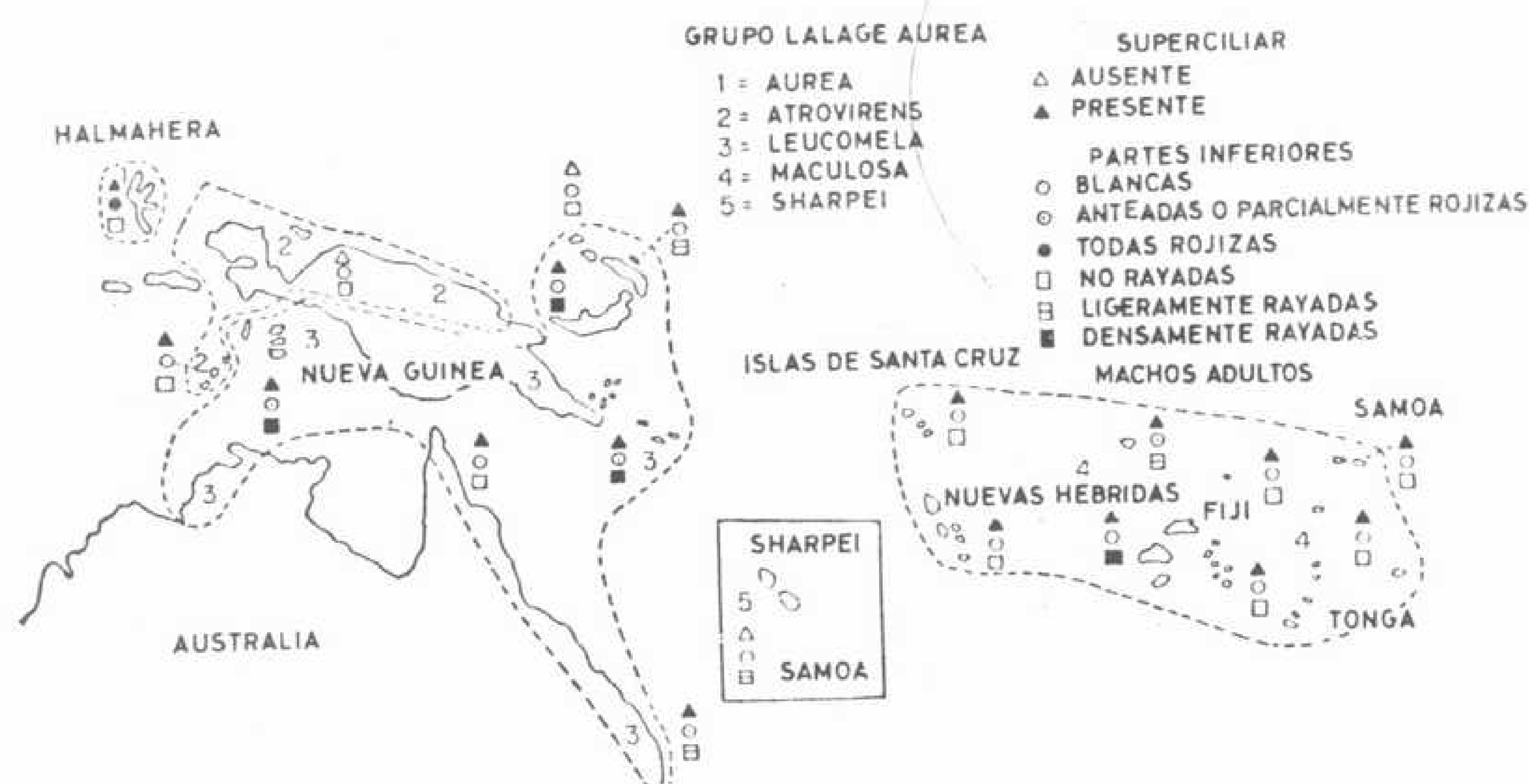


Fig. XI-2. Variación geográfica en los caracteres taxonómicos importantes del grupo *Lalage aurea*. Samoa fue colonizada dos veces, la primera por *sharpei* y después por *maculosa*. (Según Mayr y Ripley, 1941.)

detallado de la importancia de la variación geográfica en varios géneros de loros (1955). Entre los insectos tal variación se ha descrito en mariposas, coleópteros e himenópteros (por ejemplo consúltese, Van der Vecht, 1953, 1959; Fig. XI-3).

Morfología interna

Anatomía. Se sabe muy poco hasta ahora de la anatomía de diferentes poblaciones de la misma especie, que ofrezcan en detalle el cuadro de variación geográfica. Tal vez, a ese respecto, se sepa más de la especie humana que de ninguna otra. Se ha demostrado que, en numerosas estructuras anatómicas, existen diferencias entre blancos, negros y japoneses, en particular, en la frecuencia de desviaciones raras respecto al tipo normal. En los mamíferos la estructura del cráneo varía, con frecuencia, geográficamente, así como el número y estructura de los dientes. En los equinodermos existe una variación geográfica en el número, forma y colocación de las placas subcutáneas. La variación geográfica de estructuras internas ha sido registrada en moluscos (Hubendick, 1951) y en las lombrices de tierra *(Lumbricidae)*. La razón de que se sepa tan poco de la variación geográfica de las estructuras anatómicas no es que tal variación sea rara, sino que hasta ahora se ha investigado por pocos autores.

Citología. Comienzan a acumularse pruebas que indican que existe mucha variación intraespecífica de estructura cromosómica. La presencia y frecuencia de inversiones, la fusión de cromosomas, y la existencia de cromosomas supernumerarios están sometidas a variación geográfica. En

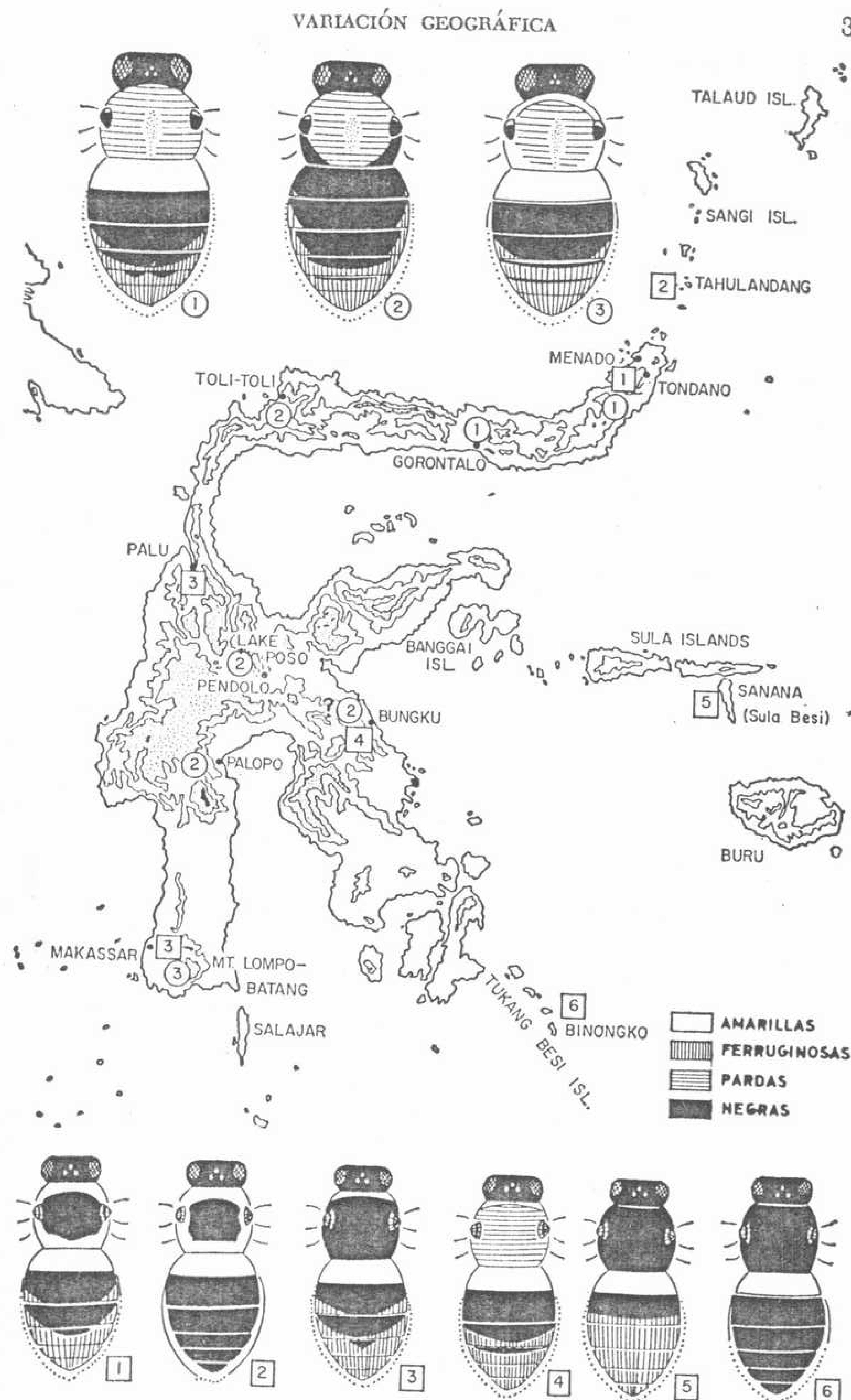


Fig. XI-3. Variación geográfica de color en dos especies de abejas carpinteras en las Célebes e islas adyacentes. *Xylocopa diversipes* (arriba) con tres subespecies (círculos) y *X. nobilis* (debajo) con seis subespecies (cuadrados). (Según Van der Vecht, 1953.)

los libros de White (1954), Dobzhansky (1951), Patterson y Stone (1952) y Stebbin (1950) se hace una exposición detallada de ésta variación. En el período inicial de la citogenética se creía que la variación cromosómica está íntimamente relacionada con el origen de nuevas especies. Ahora se sabe que no es necesariamente cierto, puesto que muchos cambios cromosómicos carecen de efecto en la fecundación cruzada. Parecen determinar, como función primaria, o bien aumentar la adaptabilidad y adaptación de estas poblaciones mediante el polimorfismo equilibrado de secciones enteras de cromosomas, o bien la regulación de la cantidad de recombinación. Estos fenómenos se discuten en los capítulos correspondientes (Capítulos IX, X y XVII).

Caracteres no morfológicos

El estudio de la variación geográfica fue, en un principio, tarea casi privativa del taxonomista. Como trabajaba sobre todo con material conservado destacaba naturalmente los caracteres morfológicos. Sin embargo, el estudio de los diversos caracteres fisiológicos, de conducta y ecológicos, posee incluso más interés, ya que con frecuencia tales caracteres tienen un valor de supervivencia más directo o forman mecanismos potenciales de aislamiento. (Todos los caracteres denominados morfológicos son, naturalmente, en último término el resultado de procesos fisiológicos.) La variación geográfica de caracteres fisiológicos es completamente universal, se manifieste o no en el fenotipo. La distribución de los grupos sanguíneos en las razas humanas es un ejemplo destacado de tales diferencias fisiológicas (Mourant, 1954). Una exposición más detallada se ofrecerá en la segunda parte de este capítulo, dado que gran parte, si no toda, esta variación es, evidentemente, adaptativa.

Cada vez se encuentran más casos de variación geográfica en los caracteres ecológicos y de conducta. Los datos presentados por Desneux (1952) y Emerson (1956) indican variación geográfica en las costumbres de construir nidos de los termes (véase también Schmidt, 1955a,b, 1958). Dado que todavía es costumbre en la taxonomía de los termes describir cada población, diferente morfológicamente y aislada geográficamente, como una especie distinta, es muy posible que *Apicotermes trägardhi* (Zululandia) y *holmgreni* (Niasa) sean coespecíficas. Asimismo la coespecificidad es también posible para *A. arquieri* (norte del Congo), *rimulifex* (Katanga) y *occultus* (Guinea francesa), para *A. desneuxi* y *gurgulifex* y, para *A. angustatus* y *porifex*. El hecho de que diferentes especies y razas puedan diferir entre sí en la conducta se conoce de antiguo para varias especies de animales (Huxley, 1942; Mayr, 1942, 1948) y nada se gana introduciendo un

término especial para las especies o razas geográficas que difieren más en la conducta que en la morfolgía.

Gran parte de la variación geográfica en la conducta y en los caracteres taxonómicos constituye un material crudo potencial para la formación de mecanismos aisladores (lo que se considerará en el Capítulo XVI).

La significación de la variación geográfica

Cuando los taxonomistas comenzaron a descubrir la variación geográfica la estudiaron como un fenómeno de mero interés taxonómico. Sólo rara vez se preocuparon de por qué los caracteres taxonómicos con tanta frecuencia varían geográficamente y por qué no son idénticas todas las poblaciones de una especie. La opinión general era, indudablemente, que la mayoría de esta variación carece de importancia biológica. En 1936 todavía se afirmaba (Robson y Richards) que la variación por debajo del nivel genérico no es adaptativa; sin embargo se observó muy pronto que existe una estricta correlación entre el medio y gran parte de la variabilidad geográfica. En 1833, Gloger dedicó todo un libro de 159 páginas al tema de la variación de las aves bajo la influencia del clima. Bergman (1847), J. A. Allen (1877) y otros hicieron aportaciones notables al tema y llegaron a conclusiones similares mucho antes de 1900.

Muchos conductores de la investigación evolutiva opinaron desde el principio que los caracteres específicos y subespecíficos son, en su conjunto, adaptativos y que se adquieren por selección natural. Wallace (1889: 142) afirmaba:

> No se ha demostrado que todos los caracteres verdaderamente "específicos" (los que aisladamente o en unión con otros distinguen cada especie de las más próximas) sean enteramente no adaptativos, sin utilidad y sin sentido; en tanto que una gran suma de hechos, por una parte, y algunos argumentos poderosos, por la otra, demuestran que los caracteres específicos han sido y sólo han podido ser desarrollados y fijados por selección natural a causa de su utilidad.

Y Darwin (*Life and Letters*, 3: 161) escribió a Semper, el 30 de noviembre de 1878:

> A medida que nuestro conocimiento avanza, diferencias muy ligeras, consideradas por los sistemáticos como carentes de importancia estructural se descubre continuamente que poseen importancia funcional... Por ello me parece bastante temerario considerar las diferencias ligeras entre especies representativas, por ejemplo entre las que habitan las diferentes islas del mismo archipiélago, como carentes de importancia funcional y no debidas a selección natural.

Una enérgica reacción a estos puntos de vista adaptacionistas se desarrolló hacia 1880 y dominó el pensamiento evolucionista durante las tres o cuatro décadas siguientes. Gulik (1873) sacó la conclusión de que no existe correlación entre el fenotipo de los caracoles *Achatinella* de Hawai y las correspondientes condiciones ambientales en que se encuentran las diversas variedades locales. Bateson (1913:131,248) afirmó "que era inútil esperar que tal diferenciación local pueda atribuirse en ningún sentido a adaptación", y "una revisión amplia de los hechos prueba fuera de toda duda que es imposible conciliar la distribución de las formas locales con la opinión de que sean, en conjunto, adaptativas". Crampton (1932:194), sobre la base de sus estudios de la variación en el género *Partula* de caracoles, llega asimismo a la conclusión "de que las circunstancias ambientales no producen efectos apreciables sobre el curso de la diferenciación orgánica" y Diver (1939) se hace eco de estas impresiones al considerar el polimorfismo de los caracoles del género *Cepaea*. Algunos sistemáticos importantes continuaron manteniendo el punto de vista opuesto durante este período defendiendo vigorosamente la pretensión de que gran parte de la variación que se encuentra en la naturaleza es adaptativa y está correlacionada directamente con las condiciones locales del medio (Jordan, 1896; Grinnell, 1926: 260; Rensch, 1929).

En consideración retrospectiva gran parte de la acalorada discusión aparece debida a malentendidos semánticos y a un análisis insuficiente. Las causas de los malentendidos fueron múltiples. Las principales las siguientes:

1) El uso de la expresión "efecto del medio" no concreta necesariamente una interpretación lamarckiana. El efecto "selectivo del medio" hoy se reconoce como una fuerza evolutiva de primera importancia.

2) Existe una confusión considerable sobre el significado de los términos "carácter" y "fenotipo". Algunos componentes visibles del fenotipo pueden de hecho no ser adaptativos pero ser el subproducto de un genotipo seleccionado por sus contribuciones invisibles, crípticas, a la adaptación.

3) Diferentes dotaciones de genes pueden producir poblaciones con fenotipos similares o con viabilidades semejantes.

4) La composición genética de las poblaciones resulta, en parte, de fenómenos sujetos a conjeturas y de la interacción de la totalidad de los factores selectivos (tanto internos como externos).

Un simple análisis de los factores selectivos resulta, pues, virtualmente imposible. Los mismos factores selectivos pueden producir fenotipos muy diferentes en poblaciones distintas.

Cada población local es el producto de un proceso de selección continuo. Por definición, pues, el genotipo de cada población local ha sido seleccionado para la producción de un fenotipo bien adaptado. Sin embargo de esta conclusión no se deduce que cada detalle del fenotipo sea adaptativo al máximo. Si una subespecie dada de los coleópteros mariquitas, tiene más manchas en los élitros que otras subespecies, esto no significa necesariamente que las manchas supernumerarias sean esenciales para la supervivencia dentro del margen de tal subespecie. Significa simplemente que el genotipo que ha resultado en esta región por selección determina manchas adicionales en los élitros. Cuando se estudia la variación geográfica en el canto de las aves, en el plumaje de las aves del paraíso, o en las pautas de color de loros y palomas, nunca se debe olvidar la posibilidad de que algunos de los fenotipos sean meramente el subproducto incidental de la acción pleiotrópica de genes seleccionados por otras contribuciones a la viabilidad del fenotipo (Dobzhansky, 1956a). Sin embargo, un análisis riguroso con frecuencia descubre cualidades adaptativas incluso en detalles diminutos del fenotipo, por ejemplo en las proporciones corporales de lagartos insulares (Kramer, 1951).

Pruebas de la naturaleza adaptativa de la variación geográfica

La variación geográfica de una especie es la inevitable consecuencia de la variación geográfica del medio. Una especie debe adaptarse en diferentes partes de su ámbito a las exigencias del medio local. Cada población local está sometida a una presión de selección continua para la adaptación máxima a la zona particular en que se encuentra. En el medio externo existen dos grupos principales de factores que pueden ejercer una presión de selección sobre el fenotipo: *a*) factores climáticos y *b*) habitat y factores bióticos. Las dos series de factores suelen manifestarse de modo distinto en sus efectos sobre la variación geográfica. Los factores climáticos generalmente cambian bastante lentamente a lo largo de amplias áreas (excepto cuando se implica altitud) y esto se traduce en una variabilidad expresada en gradientes regulares. Los factores bióticos y todavía más los factores de habitat son, con frecuencia, muy locales e irregulares. El caso extremo a este respecto es la adaptación al color del sustrato que con frecuencia muestra un tipo de distribución en forma de tablero de ajedrez, muy distinto del tipo de variación clinal de los caracteres sobre los que influye el clima. Las pruebas de la naturaleza adaptativa de la variación geográfica pueden resumirse bajo cuatro encabezamientos: 1) variación geográfica de caracteres fisiológicos, 2) reglas ecogeográficas, 3) adaptación al sustrato, y 4) variación geográfica de polimorfismo equilibrado.

1) *Variación geográfica de caracteres fisiológicos*

Cada medio local ejerce una presión de selección continua sobre los demos localizados de cada especie, y por tanto los moldea en su adapta-

ción. En consecuencia, las poblaciones locales no sólo difieren en caracteres morfológicos, sino también en numerosos carcteres adaptativos, regulados genéticamente, de conducta, ecología, y fisiología. Durante más de 100 años, la literatura de historia natural ha incluido referencias ocasionales a diferencias fisiológicas entre diferentes poblaciones de la misma especie. Sin embargo, sólo en los últimos decenios se ha estudiado sistemáticamente el problema y se ha determinado su base genética. Sin embargo, hasta hoy "difícilmente puede hablarse de una fisiología comparada de razas o subespecies" (Heuts, 1949). La existencia universal de una variación geográfica adaptativa de caracteres fisiológicos se induce de la labor resumida en los siguientes párrafos (véase también Mayr, 1949b).

La labor de vanguardia de Goldschmidt en la mariposa *Lymantria dispar* fue publicada en una serie de artículos que comenzaron en 1911 y se resumieron en 1934. Mostraba que entre los caracteres que varían geográficamente se encuentran atributos fisiológicos como son la velocidad de crecimiento, el tamaño, la pigmentación y el vigor de los genes sexuales. El carácter adaptativo más notorio que estudió fue la duración del período de incubación. Durante el invierno, las larvas jóvenes experimentan una diapausa y permanecen encerradas en el huevo. Aunque la diapausa se rompa artificialmente y se expongan los huevos a una temperatura templada constante, hay una latencia de varios días antes de que la larva salga del huevo. La duración de este período de incubación depende de considerable número de factores, como son la temperatura experimental y la duración del precedente período de diapausa. Sin embargo, también está estrechamente relacionada con las características climáticas del lugar de origen del huevo. En el norte de Europa, en Corea y en las islas más septentrionales del Japón, donde la vegetación se desarrolla muy rápidamente en primavera después del largo invierno, el período de incubación es corto. En el Mediterráneo, donde los inviernos son templados pero la vegetación se desarrolla lentamente en primavera, existe un período de incubación muy largo, 87 días a 11° en vez de 55 días para los huevos de Europa central. La ventaja selectiva de esta diferencia de tiempo es evidente: las larvas morirían de hambre si se vieran inducidas por el tiempo invernal templado de las comarcas del Mediterráneo a salir del huevo antes de que se desarrolle la vegetación. La variación geográfica de la diapausa, o duración del período de latencia, se ha encontrado después en otros muchos insectos, por ejemplo, en la langosta australiana *Austroicetes cruciatus* (Andrewartha y Birch, 1954:690).

En muchas mariposas y polillas existe variabilidad geográfica del número de puestas por año, lo que requiere la adquisición de muchos ajustes fisiológicos. En la polilla polifemo, Dawson (1931) descubrió que en una raza meridional (que llegaba por el norte hasta Nebraska) las polillas eran mayores, de color pardo castaño; los capullos, de seda más áspera; el diámetro del huevo, mayor (2,8 mm); el número de huevos por hembra, menor (por término medio 236); y dos puestas por año. En la raza septentrional (características de Minnesota) las polillas eran menores, de color pardo amarillento; los capullos, de seda más fina; el diámetro del huevo, menor (2,2-2,4 mm); el número de huevos por hembra, mayor (por término medio 291); y sólo hacen una puesta por año. En la población meridional, las larvas de la segunda puesta completan su crecimiento a mediados de septiembre y tejen sus capullos a fin de mes cuando la isoterma estacional de 15,5° alcance la región. Las larvas septentrionales, de la única puesta, completan el crecimiento y se transforman en ninfas en agosto, cuando pasan por la localidad las isotermas estacionales de 20,5-17°. Exponiendo las larvas septentrionales en sus últimas fases a temperaturas más bajas producen ninfas durmientes. La misma temperatura no logra inducir la latencia en las larvas meridionales. La población septentrional se ve impedida, por este mecanismo fisiológico, de producir una segunda generación en otoño, generación que no podría madurar con éxito. Petersen (1947a:408) ha mostrado diferencias genéticas similares entre las poblaciones meridionales y septentrionales de mariposas en Escandinavia. Razas climáticas de insectos han sido también registradas: en mariposas por Hovanitz (1942), en los coleópteros *Carabus* por Krumbiegel (véase Mayr, 1942), y en *Drosophila funebris* por Timoféeff (1935). La historia de las razas climáticas de los horadadores del maíz (*Pyraustes nubilalis*) y de la mosca de sierra del abeto (*Gilpinia polytoma*), ha sido señalada por Andrewartha y Birch (1954:687).

Entre los insectos con frecuencia se dan diferencias muy notorias entre las razas de altitud baja y de altitud alta de la misma especie. En la polilla *Nemeophila plantaginis*, Pictet (1938) encontró que, por encima de la altitud de 2 000 metros, las orugas hibernan durante dos inviernos con preferencia a uno. En experimentos cruzados se ha observado que al parecer un solo gene conmutador parece responsable primario del número de hibernaciones de las larvas. La estivación en la mariposa *Gonepteryx rhamni* dura mucho más en las partes cálidas de China que en el resto de su ámbito. En las montañas frías tiene dos generaciones por año; en las tierras bajas, sólo hay tiempo para una (Mell, 1941). En *Pieris* existen muchas diferencias fisiológicas entre la *bryoniae*, alpina, y la *napi* de altitud baja, aunque las dos formas no estén aisladas entre sí en la reproducción. (Petersen, 1955).

La sensibilidad del ajuste a las condiciones climáticas locales es tan grande que la selección puede producir cambios genéticos en sucesivas generaciones en un solo año, como *Drosophila* (Dobzhansky, 1951; Prevosti, 1955a,b) o *Musca* (Saccà, 1952) (véase Capítulo IX). Los animales de sangre caliente están mejor protegidos de las vicisitudes de los climas locales, y, sin embargo, en todos los casos en que se han estudiado especies

de aves muy extendidas, se han descubierto adaptaciones locales de fisiología o ecología (Nice, 1937; Blanchard, 1941; Johnston, 1954).

Los animales de agua dulce parecen todavía más sensibles a cambios de temperatura que los animales terrestres. En consecuencia, muestran mucha variación geográfica en la tolerancia a la temperatura, velocidad de crecimiento, y otras constantes fisiológicas que los adaptan a vivir en aguas de temperturas determinadas. Un ejemplo instructivo es el desarrollo de la rana leopardo, *Rana pipiens* (Moore, 1949; Ruibal, 1955). Existen acusadas diferencias climáticas en el amplio margen ocupado por esta especie que se extiende desde Canadá a Panamá. Estas diferencias climáticas se han traducido en grandes diferencias fisiológicas entre las poblaciones de esta especie. El período más vulnerable en el ciclo de vida de las ranas es la fase embrionaria entre la fecundación del huevo y la metamorfosis de la rana joven. La selección es más dura en esta fase y en ella se encuentra el máximo número de diferencias fisiológicas entre las distintas razas geográficas. Las razas septentrionales (Quebec, Vermont, Wisconsin, New Jersey) y las razas procedentes de Louisiana se desarrollan normalmente a temperaturas de sólo 5° mientras que el límite inferior es de 9° en Florida Central (Ocala), 12,1° grados en Florida meridional (Englewood), aproximadamente 10° en Texas y 12° en Méjico (Axtla). A su vez, las poblaciones meridionales pueden tolerar temperaturas superiores y desarrollarse normalmente en ellas. Los límites de temperatura superiores para el desarrollo normal de las diversas poblaciones son los siguientes: Quebec, Vermont, Wisconsin y New Jersey 27,5°; Louisiana 32° y Méjico 33°. A temperaturas bajas, las ranas septentrionales se desarrollan rápidamente; es decir, a la temperatura de 12°, el número de horas necesario para alcanzar, la fase embrionaria 20 (Moore, 1949) es: Vermont, 325; Louisiana, 348; Florida (Ocala), 354; Florida (Englewood), 364; Texas, 429; Méjico (Axtla), 396. Existe una adaptación a las temperaturas locales del agua, como lo indica el estudio de varias razas altitudinales de Méjico (Ruibal, 1955). Las poblaciones de baja altitud tienen un desarrollo rápido y las de poblaciones de localidades altas un desarrollo más lento. La velocidad de desarrollo de una población procedente de las montañas de Costa Rica es tan análoga a la de las ranas del norte de EE. UU. (Vermont) que el desarrollo de híbridos resulta casi normal (Moore, 1950). Sin embargo, las ranas de Costa Rica no están adaptadas especialmente al frío (Volpe, 1957). Hay otros trabajos que demuestran la variación geográfica en diversas propiedades fisiológicas de animales de agua dulce en particular a la tolerancia a la temperatura o salinidad, como son los de Heuts (1947, 1956) sobre el pez *Gasterosteus,* DuShane y Hutchinson (1944) sobre la salamandra *Ambystoma maculatum,* Hart (1952) sobre diversos peces de agua dulce, Volpe (1953) sobre los sapos *Bufo fowleri* y *B. americanus,*

Forbes y Crampton (1942) sobre el caracol *Lymnaea* y Johnson (1952) sobre *Daphnia.*

La existencia de razas de temperatura en animales marinos se conoce de antiguo en particular por la comparación de poblaciones mediterráneas (Nápoles) con poblaciones del norte de Europa de la misma especie. La población del norte del Atlántico del bivalvo, *Chlamys opercularis* parece encontrar condiciones óptimas entre 4 y 13 grados mientras que la subespecie mediterránea prospera entre 13° y 26° (Ursin, 1956). La labor de vanguardia sobre esta variación geográfica de preferencia y de tolerancia de temperatura, fue efectuada por Runnström (1927, 1929, 1936).

La mayoría de los organismos marinos pasan por una fase de larvas pelágica y en relación con ella hay una considerable aptitud de ajustarse a las condiciones ambientales del lugar donde la larva se establece (Prosser, 1957). Por ello se ha planteado cuál sea la parte de las diferencias entre razas locales respecto a tolerancia de temperatura y de salinidad que posee una base genética. Este problema se ha discutido por ejemplo en un simposio reciente sobre el tema (Fage y Drach, 1958). De sus conclusiones hay que admitir que están muy extendidas las razas genéticas. El hecho está muy bien establecido en las ostras, en la americana *Crassostrea virginica* (Stauber, 1950; Loosanoff y Nomejko, 1951), y la europea *Ostrea edulis* (Korringa, 1958). Las ostras procedentes de aguas calientes, aunque se transfieran tarde, no consiguen desovar en aguas frías. Las otras septentrionales de aguas frías, recibidas en aguas calientes meridionales ponen sus gametos mucho antes que las poblaciones locales. Sin embargo, la preferencia de temperatura que muestran las poblaciones locales es con frecuencia irregular y no cambia, necesariamente, de modo paralelo con la latitud. Por ejemplo a lo largo de la costa de España la temperatura de desove que prefiere *Ostrea edulis* es 12-14°, mientras que cerca de Bergen (Noruega) está por encima de 25° (Korringa, 1958). Otros casos de variación geográfica en las propiedades fisiológicas de animales marinos se han recogido por Bullock (1957), Dehnel (1955, 1956) y Schlieper (1957). En conjunto, el componente genético de la variación fenotípica con los cambios de condiciones del agua parece menor en los animales marinos que la aportación genética al fenotipo de las razas climáticas de los animales terrestres. La exigencia de plasticidad fenotípica es particularmente grande en las especies sedentarias entremareas y en todas las especies cuyas larvas pelágicas están a merced de corrientes. Los sucesivos desoves de las mismas poblaciones locales pueden obligarlas a colonizar áreas bastante diferentes. El mismo flujo libre de genes se traduce en una condición de panmixia suma. Todo ello se opone a la diferenciación genética local y favorece la flexibilidad de desarrollo.

Las pruebas de regularidades en la variación geográfica de animales marinos es sin embargo contradictoria. En algunos casos parece existir

aumento de tamaño hacia el norte y en otros disminución (Johnsen, 1944; Ray, 1960). El agua fría retarda la consecución de la madurez sexual y también el crecimiento. Parece existir una tendencia a producir conchas más pesadas en aguas calientes (no siempre, véase Rao, 1953) y a dar mayor porcentaje de larvas pelágicas. En los peces existe tendencia a aumentar el número de radios de las aletas y en las vértebras en aguas más frías (Taning, 1952). Otros ejemplos se han señalado por Hesse, Allee y Schmidt (1951) y por Allee y col. (1949) (véase también el Capítulo VII).

La importancia adaptativa de la variación geográfica de muchos otros caracteres fisiológicos no es tan evidente como en el caso de la tolerancia de temperatura. Así resulta en particular con muchos de los cambios de la pauta de reproducción que se observan dentro del margen de una especie.

Razas sexuales y fases de desarrollo. Bacci (1950) ha mostrado que, en los invertebrados marinos, ciertas razas geográficas son gonocóricas,* mientras que otras son hermafroditas. Véase una revisión de este tema en Montalenti (1958). Una condición análoga prevalece en algunas especies de anfibios. En *Rana temporaria* las denominadas razas de sexo diferenciado se producen en los Alpes y a lo largo del Báltico. En estas poblaciones los machos adquieren sus características al comienzo de su vida embrionaria. En regiones climáticas más suaves del norte de Europa existen razas no diferenciadas en las que las ranas recién metamorfoseadas son fenotípicamente hembras. Los machos genéticos, entre estas ranas, adquieren sus caracteres masculinos visibles a través de un estado hermafrodita durante o pasado el primer año de vida (Witschi, 1930). En la salamandra *Ambystoma tigrinum* algunas razas geográficas se reproducen en una fase de larva neoténica semejante a la del axolote *(A. mexicanum)* mientras que otras razas se metamorfosean en estado adulto (Dunn, 1940). *Planaria alpina,* platelminto europeo muy conocido, posee varias razas geográficas que difieren en la prevalescencia de la reproducción asexual; las poblaciones escandinavas septentrionales se reproducen totalmente de modo asexual. Se han encontrado razas similares en otras varias razas de turbelarios (Dahm, 1958). La capacidad de reproducirse sexual o asexualmente está determinada genéticamente y se conserva en el laboratorio. La sexualidad varía también geográficamente en moluscos bivalvos (Bloomer, 1939).

Muchas especies de caracoles marinos pueden producir dos tipos de huevos: unos pequeños con poca yema que producen larvas pelágicas y otros mayores con mucha yema que producen caracoles pequeños (saltándose las etapas larvarias). En especies en que exista este dimorfismo, el porcentaje de huevos que producen larvas pelágicas disminuye al pasar de

* Se dice de los individuos que poseen gónadas funcionales sólo de un sexo; o de poblaciones de reproducción cuando están compuestas de individuos machos y hembras; bisexuales.

las porciones templadas a las frías del margen, y las poblaciones árticas sólo producen huevos ricos en yema. La eliminación de la fase de larva pelágica es una adaptación evidente a las condiciones del agua ártica (Lemche, 1948; Thorson, 1950).

La fecundidad, es decir la producción de huevos por hembra o por estación de cría, también se ha demostrado que es geográficamente variable en los vertebrados e invertebrados. El hecho de que el número de huevos sea en parte independiente del tamaño del cuerpo (y otras pruebas) indica que hay un componente genético en esta variación.

Variación geográfica de la coloración. La importancia biológica de la coloración de un animal tiene muchos aspectos y está sometida a un ajuste particularmente sensible al cambio del medio. La relación puede ser muy directa, como en el caso de las aves (ptarmigan) y mamíferos (comadrejas, liebres) que mudan cada otoño adquiriendo un vestido blanco invernal (Hall, 1951). Puede faltar el vestido blanco invernal en las poblaciones que viven en zonas sin duradera capa de nieve. El paralelismo estrecho entre la humedad y el color se discutirá luego (regla de Gloger).

La importancia precisa del color se determina menos fácilmente en otros casos, en particular cuando el color meramente refleja una condición fisiológica interna. Así sucede, por ejemplo, en la variación geográfica del grado de dimorfismo sexual en las aves (Mayr, 1942:48-52). En el petirrojo australiano *(Petroica multicolor)* los machos tienen un brillante color, rojo, blanco y negro y las hembras en la mayoría de las razas tienen un color parduzco críptico, pero en algunas islas los machos tienen plumaje de hembra y en otras las hembras plumaje de macho, "la pérdida del dimorfismo sexual por feminización del plumaje del macho parece desarrollarse sólo en poblaciones bien aisladas y bastante pequeñas... parece suceder sólo en localidades donde no existen otras especies similares, es decir donde un plumaje masculino sumamente específico no se necesita como mecanismo de aislamiento biológico entre dos especies similares" (Mayr, 1942:49). En el "silbador" dorado *(Pachycephala pectoralis)* se ha producido con independencia al menos tres veces: en la isla Rennell cerca de las Salomón *(feminina)*, en la isla Norfolk cerca de Australia *(xanthoprocta)* y en las islas de Roma *(par)* y Letti *(compar)* en el mar de Banda.

Variación geográfica y ajustes estacionales. Las estaciones, en particular el invierno y el verano, difieren de rigor con las latitudes, y los ajustes estacionales pueden variar geográficamente en el margen de una especie. En muchas especies de aves las razas septentrionales son migratorias y las meridionales más o menos sedentarias. Tales casos se han descrito por Mayr (1942:55, 1951), Voipio (1950), y Salomonsen (1955). Un análisis muy detallado de las diferentes fisiológicas entre razas migratorias y sedentarias de una especie de ave es el hecho por Blanchard (1941) para *Zono-*

trichia leucophrys. Miller (1960) ha resumido gran parte de la información que se posee sobre la variación geográfica de las estaciones de cría.

El modo y número anual de mudas puede variar geográficamente en aves e insectos (Mayr, 1942:50). La variación de preferencia de habitat y de otras características ecológicas y de conducta dentro del margen de una especie se estudiará en el Capítulo XVI.

Algunas consecuencias prácticas. De estas observaciones surge ante todo con particular fuerza una conclusión: cada población local está muy ajustada, en su fenotipo, a las exigencias concretas del medio local. Este ajuste es el resultado de una selección de genes que producen un fenotipo óptimo. El descubrimiento de esta adaptación fisiológica de poblaciones locales tiene sin duda considerable importancia práctica para ajustarse en la vida salvaje (Aldrich, 1946; Voipio, 1950). Las poblaciones que están bien adaptadas en sus medios nativos, con frecuencia resultan muy vulnerables cuando se trasplantan a medios diferentes. La literatura sobre animales de caza registra muchos ejemplos en los que las estirpes se extinguen rápidamente al introducirlas en una región distinta. Si sobreviven hasta criar contribuyen a estropear el tronco nativo. Se han gastado millones de dólares de los contribuyentes para criar y liberar estirpes de caza mal adaptadas que podrían haberse salvado si los encargados de la operación hubieran tenido en cuenta diferencias fisiológicas entre poblaciones locales.

2) *Reglas ecogeográficas*

Se encontraría mucha variación paralela en diferentes especies si fuera verdadero el supuesto de que cada especie se ajusta a condiciones locales y si existe un cambio gradual ("gradiente climático") de estas condiciones con la latitud y la longitud. Tal paralelismo en variación geográfica es, de hecho, un fenómeno extendido y ha conducido a establecer una serie de generalizaciones, las denominadas reglas climáticas o ecogeográficas.

Gloger (1833), Bergmann (1847), Semper (1881) y J. A. Allen (1877) fueron los que primero investigaron el fenómeno. La importancia histórica de las reglas climáticas radica en que han llamado la atención sobre la importancia del medio en un período en que muchos biólogos negaban todo papel evolutivo al medio. Para una revisión completa de las reglas ecogeográficas hemos de referirnos a las comunicaciones de Rensch (1934, 1938, 1939). Lukin (1940) dedicó todo un libro (en ruso) al tema, y Mayr (1956) discutió el significado y validez de las reglas.

Las reglas ecogeográficas son generalizaciones puramente empíricas que describen paralelismos entre variación morfológica y caracteres del medio físico. Por ejemplo, la regla de Bergmann afirma que "razas procedentes de climas más fríos tienden a ser mayores, en especies de vertebrados en climas más templados". La validez de estas reglas depende de la validez estadística de los datos en que se basan. Por ejemplo, la regla de Bergmann sólo es válida si es realmente cierto que, en más del 50 por ciento de especies de los vertebrados de sangre caliente, existe un aumento medio de tamaño en las porciones más frías del margen de la especie. La validez de estos descubrimientos empíricos es independiente de la interpretación fisiológica que se dé a las regularidades observadas. Algunas críticas recientes de las reglas ecogeográficas (Scholander, 1955; Irving, 1957) no han comprendido el significado real de este fenómeno de población (Mayr, 1956).

Todas estas reglas sólo tienen validez estadística; no serían "leyes" inalterables aunque fueran verdaderas para la "mayoría" de las especies o razas. El grado de validez de estas reglas varía de un grupo de animales a otros y de una región a otra. Rensch que dedicó una larga serie de investigaciones (1936, 1938, 1939, 1940, 1948) a efectuar un análisis preciso de la validez porcentual de estas reglas, encontró que su aplicación depende de que "otras condiciones se mantengan iguales". Hamilton (1959, 1961) hizo un análisis cuidadoso de los factores del medio que interactúan y con frecuencia entran en conflicto y que afectan la dirección de estas tendencias.

Considerando los extravíos circunstanciales de la literatura, tiene interés destacar "que la validez de las reglas ecológicas... está restringida a la variación intraespecífica... Una especie más septentrional en modo alguno ha de ser siempre más grande que su pariente más próxima que esté más al sur" (Mayr, 1956). Como vemos actualmente, las especies distintas disponen de más distintos modos de adaptación que las poblaciones abiertas dentro de la especie. Las reglas climáticas son fenómenos ecotípicos, no filogenéticos.

Reglas para los vertebrados de sangre caliente. Variación de tamaño. Ninguna regla se ha difundido más que la "regla de Bergmann" que afirma que el tamaño del cuerpo en una especie geográficamente variable es, por término medio, mayor en las partes más frías del margen de una especie. La diferencia puede ser muy grande y, a veces, las razas más grandes pesan más del doble que las pequeñas. El porcentaje de excepciones encontradas por Rensch (1936) son las siguientes: aves sedentarias paleárticas 8 por ciento; aves malayas (con parientes paleárticos), 12,5 por ciento; aves norteamericanas, 26 por ciento; mamíferos norteamericanos, 19 por ciento; mamíferos del occidente de Europa, 40 por ciento. Los porcentajes de Rensch no se basan en medidas originales, sino en datos publicados en la literatura taxonómica. Aunque estén sujetos a correcciones de detalle apoyan muy convincentemente la generalización de Bergmann. La regla también parece cierta para las aves (pingüinos) y mamíferos (ballena) marinos. Aunque las ballenas emprendan amplias emigra-

ciones a las aguas más templadas durante parte del año, sin embargo las ballenas de las aguas muy frías del antártico son por término medio mayores que las de las aguas más templadas del hemisferio septentrional (Tomilin, 1946); como el agua conduce mejor el calor 27 veces más que el aire, las diferencias podrían haber sido incluso mayores de no existir los notables mecanismos reguladores del calor de las ballenas.

La regla de Bergmann tiende a ser válida también para cambios de tamaño con la altitud. De 60 especies de aves de Nueva Guinea, 16 muestran cambios de tamaño con la altitud, 15 creciendo (Rand, 1936). Otros casos de aumento de tamaño con la altitud en las aves han sido registrados por Mayr (1944) y Traylor (1950) y en los mamíferos por Rümmler (1938).

Cambios de tamaño con el tiempo, se han registrado por los paleontólogos. Las razas de varias especies que vivieron en Norteamérica, Europa y la India durante períodos fríos en la época de las glaciaciones del Pleistoceno eran, por término medio, más corpulentas que las razas de la misma especie que hoy existen en estas regiones (Howard, 1950; Hooijer, 1949; Degerbol, 1940; Wüst, 1930). La naturaleza adaptativa de estos cambios frecuentes no puede ponerse en duda, aunque en algunos casos no es seguro que los cambios desde el Pleistoceno hasta la actualidad se deban a una reconstitución genética de poblaciones locales o a un desplazamiento latitudinal de las poblaciones (por migración).

A veces se ha pretendido que las poblaciones insulares tienen menor tamaño que las del continente inmediato. Esto no es, en modo alguno, necesariamente cierto. Es verdad que las aves de Ceilán suelen ser más pequeñas que las de la India peninsular, pero hay poblaciones de islas árticas, como Groenlandia, que suelen tener un tamaño corporal muy grande. En conjunto, en la zona templada, parece existir una estrecha correlación inversa entre el tamaño del cuerpo y la temperatura del ambiente. En los trópicos gran parte de la variación de tamaño en las islas parece impredecible y dependiente de factores locales (Mayr y Vaurie, 1948), aunque con notable frecuencia el tamaño del cuerpo en las islas pequeñas es mayor que en grandes islas inmediatas.

La explicación fisiológica habitual de la regla de Bergmann se basa en el hecho de que el volumen del cuerpo aumenta como el cubo y la superficie como el cuadrado de la dimensión lineal. Cuanto mayor es un cuerpo tanto menor resulta relativamente su superficie. En un clima frío presenta ventaja selectiva la reducción relativa de superficie que resulta de aumentar el tamaño, puesto que la velocidad metabólica es más estrictamente proporcional a la superficie del cuerpo que el peso del cuerpo. (Kleiber, 1947; Hemmingsen, 1960). En climas cálidos la ventaja radica en un tamaño corporal pequeño y en una superficie relativamente grande. Esta interpretación ha sido combatida (Scholander, 1955) basándose en que otros dispositivos en los animales de sangre caliente (plumas, pelo, mecanismos circulatorios, etc.) impiden la pérdida de calor con mucha más eficacia que ligeros desplazamientos en la razón superficie-peso. Sin embargo, el argumento de Scholander en favor de una solución de todo o nada, no concuerda con los hechos de la variación. Una regla general en la evolución es la de las soluciones múltiples para las necesidades biológicas. Las ventajas selectivas son independientes y estrictamente aditivas. El hecho de que un pelaje más espeso o un plumaje más denso reduzca la pérdida de calor no elimina por completo la ventaja selectiva de perfeccionar la razón superficie corporal-volumen. Harrison (1958) ha demostrado experimentalmente en los ratones el valor que para la regulación de calor tiene la cola.

Un estudio de las excepciones arroja más luz sobre la importancia de las reglas ecogeográficas. Las excepciones muestran que el fenotipo es un compromiso entre presiones de selección que entran en conflicto y que en muchas especies de vertebrados de sangre caliente las poblaciones más septentrionales están expuestas a condiciones que tienden a neutralizar la ventaja del aumento de tamaño corporal. Por ejemplo, en muchas especies de aves de la zona templada las poblaciones con márgenes de cría más septentrionales pasan el invierno al sur de las poblaciones residentes meridionales (emigración por "salto de rana"). La temperatura media anual en la que las aves "septentrionales" viven, es más elevada y su peso corporal más pequeño que en las aves "meridionales" (Salomonsen, 1955; Fig. XI-4). En muchas especies de Eurasia y de Norteamérica las aves de máximo tamaño corporal no se encuentran en la parte más fría del margen (cerca de su periferia), sino inesperadamente en las mesetas de los subtrópicos semiáridos (Irán, cordillera del Atlas, mesetas mejicanas). Snow (1954a) atribuye este "efecto de la altitud" a la brevedad del día del invierno ártico, que disminuye el tamaño por disminuir el alimento que se toma diariamente. Hamilton (1959) sugiere que la necesidad de conservar el agua en una región árida puede contribuir a la presión de selección. Los efectos de la aridez sobre la variación geográfica no se han estudiado por completo. En la rata canguro *Dipodomys ordii* la zona de la mucosa nasal disminuye en las partes más calientes y más áridas del margen (Setzer, 1949). Otras adaptaciones a las condiciones del desierto se han discutido por Etchécopar y Hüe (1957).

Los mamíferos que se entierran, casi nunca obedecen a la regla de Bergmann. Están bien protegidos contra el frío, particularmente en las regiones con capa de nieve, y para ellos la cantidad de alimento disponible en invierno parece ser el factor decisivo que determina el tamaño del cuerpo. Así se ha demostrado para los roedores (por ejemplo, *Thomomys*, *Microtus*) y por Stein (1950) para el topo europeo (*Talpa europaea*). En los tres casos de excepciones de la regla Bergmann algún otro factor selectivo distinto de la temperatura se opone a la tendencia a aumentar de

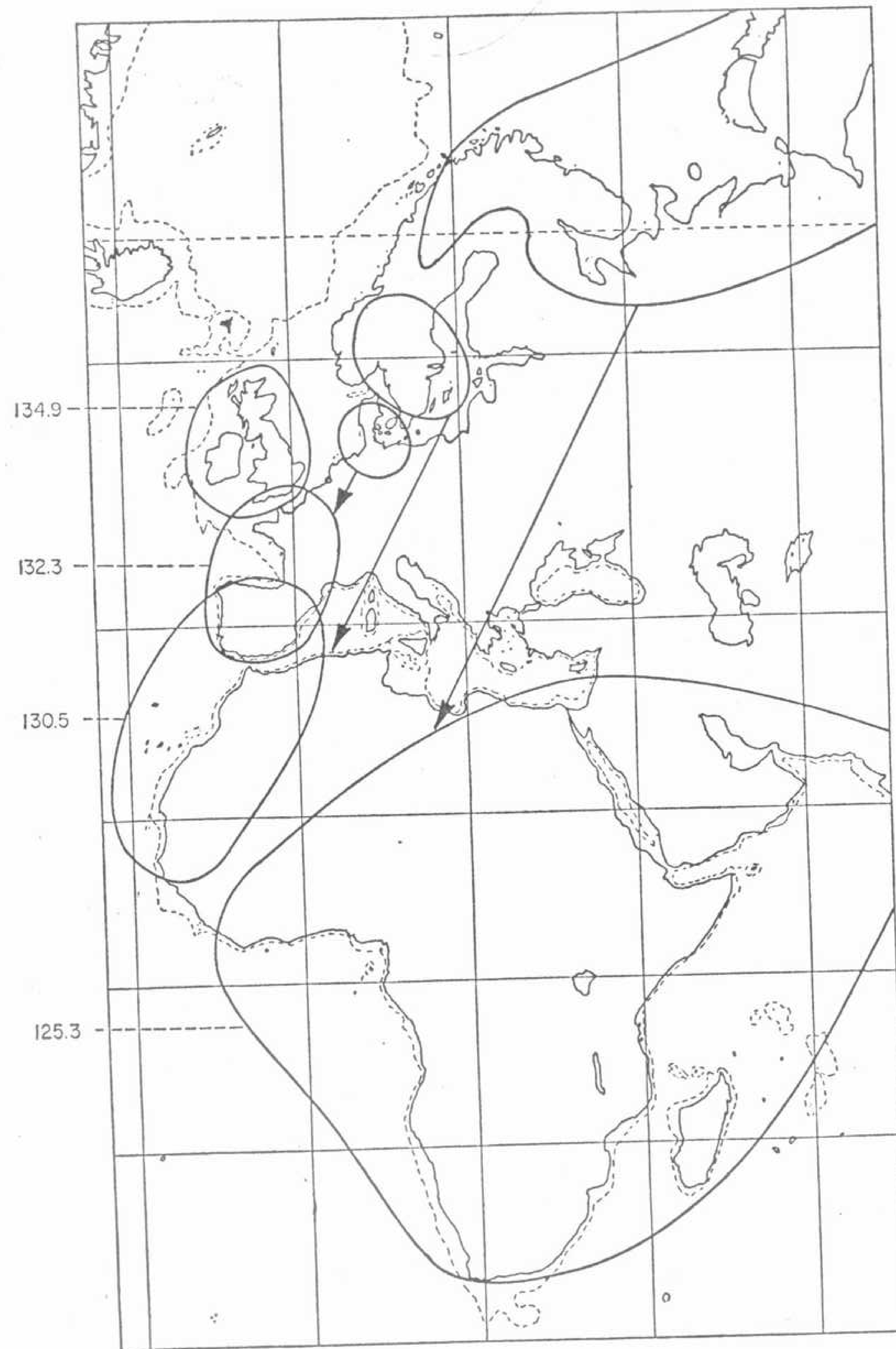


FIG. XI-4. Longitud media del ala de cuatro poblaciones de avefría, *Charadrius hiaticula*. Las flechas unen los márgenes de cría y los cuarteles de invierno. La población inglesa es residente. Cuanto más templada la zona de hibernación, tanto más corta la longitud del ala. (Según Salomonsen, 1955.)

tamaño con el frío creciente; cuál sea este factor no se ha determinado para la mayoría de las excepciones conocidas.

Como un animal no es un globo, la relación de superficie a volumen está relacionada también con diversos aspectos de la forma. En el hombre, los europeos nórdicos tienen una razón entre el peso corporal y superficie corporal de 37-39 kg/m^2, mientras que en los pueblos tropicales la razón frecuentemente desciende a menos de 36, llegando incluso a 31,5 en los pigmeos del Congo y a 30,2 en los bosquimanos (Schreider, 1950). Además, la longitud relativa de las piernas que irradian calor es mucho mayor en los climas cálidos que en los fríos (Schreider, 1957), siendo los dos extremos los esquimales, por una parte, y las esbeltas tribus nilóticas por la otra. El físico teóricamente más resistente al calor del hombre se ha observado que es típico de los desiertos calientes (Baker, 1958). Barnicot (1959) ha resumido nuestro conocimiento de las adaptaciones climáticas de razas humanas.

De antiguo se sabe que, en los animales de sangre caliente, las partes que sobresalen del cuerpo, como el pico, la cola y las orejas son más cortos en los climas fríos que en los calientes (Allen, 1877). La "regla de Allen" es de hecho una ampliación de la de Bergmann que también se refiere a la relación entre superficie y volumen. Entre los mamíferos, Rensch (1936) encontró un 14 por ciento de excepciones respecto a la cola y un 16 por ciento respecto a las orejas; entre las aves encontró un 20 por ciento de excepciones respecto al pico. En las aves insulares el pico con frecuencia es excepcionalmente largo (Murphy, 1938).

Debido a que las alas y las colas de las aves no contribuyen a la pérdida de calor por estar compuestas meramente de plumas, naturalmente no obedecen a la regla de Allen. Por el contrario, las aves procedentes de poblaciones septentrionales de especies migratorias normalmente poseen alas relativamente más largas que las aves procedentes de poblaciones más meridionales de la misma especie (Williamson, 1958). Lo mismo parece producirse en las poblaciones de altitudes altas, excepto que aquí puede desempeñar un papel adicional el hecho de que el aire fino de las altitudes más elevadas facilite menos apoyo que el aire denso de las altitudes más bajas.

Las alas de las aves septentrionales no solamente son más largas sino también más "apuntadas", es decir, con las plumas exteriores de ala alargadas. Este cambio en la forma del ala está correlacionado con un aumento en la eficacia del aletazo. Para una discusión más a fondo de la "regla del ala" véase Rensch (1939) Meise (1938) y Kipp (1942). Sigue sin explicar el aumento de la longitud relativa de la cola en las partes más frías dentro del ámbito de muchos pájaros de temperaturas templadas (Snow, 1954a).

Un resultado particularmente importante de los estudios sobre las reglas ecogeográficas es el descubrimiento de la extrema sensibilidad de las

proporciones del cuerpo a la selección natural. Las primitivas creencias de que las proporciones están determinadas por la labor estructuradora de factores alométricos y de que cambian automáticamente con los cambios en el tamaño del cuerpo no concuerda con estos descubrimientos (véase también Kramer, 1960).

Excepciones a la regla de Allen que implican la longitud del pico en las aves suelen estar relacionadas con exigencias alimenticias. En el piquituerto *(Loxia)* el tamaño del pico está determinado por el género de coníferas sobre el que una población dada se alimente de preferencia (Krikov, 1940). Cuando se trata de *Pinus*, los picos son largos y robustos, si de *Abies* o *Picea* los picos son intermedios, y si de *Larix* o *Tsuga* los picos son pequeños y finos. En algunas especies de paros *(Parus)* existe una disminución de la longitud relativa del pico al descender la temperatura ambiental. Sin embargo, no se producen ulteriores disminuciones hacia el norte después de haberse alcanzado una cierta longitud de pico, como si éste representara la mínima longitud de pico funcional (Snow, 1954a).

Pigmentación. Las razas de las regiones templadas y húmedas están más densamente pigmentadas que las que viven en regiones frías y secas. Los pigmentos negros disminuyen en las zonas secas calientes y los pardos en las regiones húmedas, frías. Esta regla, denominada regla de Gloger parece tener relativamente pocas excepciones, pero no se entiende nada bien su base fisiológica. Las ventajas selectivas de los genes responsables de estas diferencias de pigmentación no resultan claras. La pigmentación en los animales de sangre caliente se cree que está algo controlada por el tiroides pero esto no contribuye a explicar la regla de pigmentación, ya que la regla de Gloger se aplica también a animales sin tiroides como son los escarabajos, moscas y mariposas (Dobzhansky, 1933; Ford, 1937; Mayr, 1942:90; LeGare y Howanitz, 1951). Tampoco puede atribuirse a una coloración críptica adaptada a sustrato, ya que los animales arbóreos e incluso los nocturnos obedecen también a la regla de Gloger. Siguen siendo un misterio los factores selectivos concretos a los que se debe la regla de Gloger.

Otros tipos de variación ecogeográfica en las aves. Rensch y otros autores han descubierto, además de las reglas consideradas, otras singularidades en la variación geográfica de las aves.

La regla del tamaño de nidada asevera que el promedio de huevos por nidada de una especie puede aumentar con la latitud (Rensch, 1936). Esta regla ha sido examinada cuidadosamente por Lack (1947b) y Moreau (1944a, b,1947), pero ha sido desmentida por Kipp (1948) y la interpretación de Lack ha sido puesta en duda por Skutch (1949). La primera interpretación del aumento de tamaño de nidada en los climas más fríos fue que las aves ponen mayor número de huevos debido a que "necesitan" nidadas

mayores para compensar la mayor mortalidad de las latitudes superiores. Sin embargo, las aves no pueden anticipar el porcentaje de pérdida de su descendencia, ni controlar conscientemente el número de huevos que ponen, de modo que evidentemente ésta no puede ser la explicación verdadera. Lack ha presentado muchas pruebas en favor de que el número óptimo de huevos por nidada está regulado por selección en los dos extremos de la curva: las nidadas excesivas fracasan porque los pollos individuales se alimentan mal; las nidadas demasiado pequeñas no producen suficientes pollos para conseguir una sustitución completa. Pruebas en favor de la validez de esta tesis se han encontrado en el estornino y también entre los tordos pero ha sido hasta ahora imposible hacerlo en el paro. En el paro la parte superior de la curva está tal vez expuesta a plena presión de selección sólo en años de condiciones muy adversas de tiempo. En las localidades tropicales donde los adultos tienen una elevada esperanza de vida, puede producirse de hecho una presión de selección en favor de las nidadas pequeñas. Cuanto menor sea el nido y el número de comidas al día, menor es la probabilidad de que el nido sea descubierto por el extraordinario número de depredadores de nidos. Los mamíferos herbívoros que no hibernan de Norteamérica muestran un aumento del tamaño camada con la latitud (Lord, 1960).

Rensch (1936) ha descubierto una serie de regularidades geográficas en el tamaño relativo de los órganos internos; por ejemplo el estómago es menor y los intestinos más cortos en las razas tropicales de especies extendidas de aves.

Reglas ecológicas en reptiles y anfibios. El estudio de los aspectos adaptativos de la variación geográfica de reptiles y anfibios está en sus comienzos. Schuster (1950) encontró pocas regularidades y éstas algo contradictorias: los anfibios que toleran la sequedad son los mayores, y las especies que requieren humedad las más pequeñas, en las partes más cálidas de su margen. Entre los lagartos, las patas más largas se encuentran donde son máximas las temperaturas del sustrato. Para varias especies del género *Liolaemus* de lagartos, Hellmich (1951) describe cambios regulares que se observan en Chile al pasar del norte hacia el sur más frío, más húmedo y menos soleado. Lagartos mediterráneos *(Lacerta serpa)* de islas llanas tienen patas posteriores más cortas "como adaptación a las menores necesidades de locomoción (ausencia de animales de presa) en el ambiente insular" (Kramer, 1951). Existe una tendencia bastante general hacia la melanización de lagartos *(Lacerta)* en las islas pequeñas (Kramer, 1949; véase Capítulo VIII). Ciertas proporciones corporales en ranas *(Rana)* varían en un clino paralelo a ciertos gradientes climáticos (Ruibal, 1957).

Reglas ecológicas en insectos. Hay regularidades adaptativas en la variación geográfica de insectos descritas por autores anteriores que ha resu-

mido Mayr (1942). Hovanitz (1942) ha descubierto que en la mariposa *Melitaea chalcedona* las ninfas procedentes de la costa de California meridional son mayores y más pesadas y las del desierto de Mojave más pequeñas y ligeras. El cambio en los caracteres de las ninfas se produce paralelamente al de las condiciones climáticas. Michener (1947b) encontró una variación geográfica regular en la pigmentación de la abeja *Hoplitis albifrons*, y Lorkovic (1942) en las mariposas del género *Everes*.

Pettersen (1947a,1952) ha descrito muchas regularidades de variación geográfica en sus finos estudios sobre las mariposas fino-escandinavas. En los escarabajos tenemos detallados estudios de Rensch (1943) para Europa y de O. Park (1949) para Norteamérica. Rensch observó que, en dos especies de *Carabus*, las subespecies procedentes del Mediterráneo subtropical difieren de las razas de la Europa central templada en que poseen menos tamaño, élitros relativamente más pequeños y abdomen relativamente más estrecho, y que, en cambio, las siguientes medidas son mayores: longitud relativa del pronoto, longitud relativa de las antenas y longitud relativa de las extremidades, en particular, de los tarsos. Alpatov (1929) ha descubierto una disminución similar de tamaño en la abeja melífera, mientras que la longitud relativa de las extremidades aumenta al disminuir la latitud. Lieftinck (1949) encuentra regularidades concretas en la variación con la altitud de varias especies de libélulas de Nueva Guinea: aumento de tamaño, engrosamiento de las partes corporales metálicas, estrechamiento de las alas, y oscurecimiento del pterostigma. La variación con la altitud de la frecuencia de ordenaciones de genes se ha encontrado en varias especies de *Drosophila* (Dobzhansky, 1948; Stalker y Carson, 1948).

La debilidad de la mayoría de estos estudios es que sólo se pueden correlacionar los gradientes de carácter con ciertos gradientes ambientales, pero no demostrar que la variación del fenotipo en sí misma sea en todos los casos adaptativa. A este problema le ha prestado atención especial Prevosti (1955a,b) en la longitud de ala y otros caracteres de *Drosophila subobscura*.

La dificultad de determinar la importancia adaptativa de la variación geográfica resulta particularmente aguda para la variación de tamaño en los invertebrados y en los vertebrados de sangre fría (ectotérmicos). Para estos animales, la regla de Bergmann, con su implicación de la conservación del calor corporal, carece de validez. Parece que tres factores, en cierto grado antagónicos, determinan la dirección del cambio de tamaño. En las especies con una sola generación por año, la longitud del período de crecimiento disponible ("días con grados") determina el tamaño máximo de la larva y por consiguiente del adulto. El tamaño máximo suele alcanzarse en tales especies en la porción más cálida y húmeda del margen. En las especies en que la madurez sexual se alcanza al cabo de varios años, como en ciertos animales marinos, el tamaño máximo puede

alcanzarse en la parte más fría del margen de especies por individuos que tengan el máximo número de estaciones de crecimiento (¡en cambio acortadas!). Si individuos de una misma población se crían a diferentes temperaturas, los que están expuestos a una temperatura inferior crecen más lentamente pero suelen terminar alcanzando un tamaño mayor (Ray, 1960). Finalmente, cuando otros factores además de la temperatura (como la humedad, provisión de alimento, ausencia de enfermedades o de competidores) afectan el tamaño del cuerpo, el tamaño máximo se alcanzará en la porción óptima del margen de la especie, cualquiera que sea la temperatura (Rensch, 1932). La importancia relativa de estos tres factores no se ha determinado todavía para ningún grupo de invertebrados ni de vertebrados de sangre fría. En un género o grupo de especies dado suele existir un buen grado de regularidad (como cabría esperar en un carácter determinado por selección natural), pero, tomando los animales ectodérmicos en su conjunto, se podría encontrar el tamaño corporal máximo en las porciones más calientes o más frías del margen de la especie, en una población situada en la periferia o en el centro.

Conclusiones. La regularidad climática de gran parte de la variación geográfica demuestra que diferentes especies pueden reaccionar al mismo factor del ambiente de modo similar. Como se ha visto que estas diferencias suelen tener base genética, las reglas ecogeográficas constituyen pruebas del papel selectivo del ambiente. La multiplicidad de regularidades en gran parte independientes indica la multiplicidad de los componentes selectivos del medio. La regularidad, la "suavidad" de los gradientes de carácter que resultan de las reglas climáticas indica que los cambios geográficos de fenotipo resultan de la interacción de numerosos factores genéticos, cada uno de los cuales sólo ejerce un pequeño efecto fenotípico.

3) *Variación geográfica en la adaptación al sustrato*

La tercera serie de factores que demuestran la naturaleza adaptativa de la variación geográfica, es la presentada por los animales con coloración críptica. Se ha registrado una sorprendente concordancia entre el color de los animales y el del sustrato en que normalmente viven, no sólo en especies (Cott, 1940), sino también en razas locales de muchos animales de campo raso, corrientes de lava y desiertos. Para citar un solo ejemplo específico: los suelos, gravas y rocas del desierto de Namib en África sudoriental poseen un color característico amarillo rojizo, que presenta la mayoría de los habitantes de este desierto:

> Las plantas rocosas pequeñas suculentas del género *Lithops* muestran la misma adaptación de color al sustrato que el elefante, *Elephantulus intufi namibensis*, los

roedores *Gerbillus g. leucanthus* y *G. vallinus*, las alondras *Certhilauda curvirostris damarensis*, *Tephrocorys cinerea spleniata* y *Ammomanes g. grayi*, el avutarda *Heterotetrax rueppelli*, la víbora *Bitis peringueyi*, los lagartos *Eremias undata gaerdesi* y *Meroles suborbitalis*, y finalmente el grupo diversificado de saltamontes ápteros (Batrachotettiginae). El fenómeno de una "coloración local" compartida por una gran parte de la fauna local se produce también en otros distritos de África sudoriental, por ejemplo el distrito de Usakos, el área Waterberg, el Etosha Pan, y el Kaoko Veld (Hoesch, 1956).

Cuanto más abierto sea el campo y cuanto más contraste el color del sustrato tanto más llamativas resultan estas razas de substrato; algunas de las más características se encuentran sobre las corrientes de lava y sobre las arenas de yeso blanco. La cuenca de Turalosa de New México incluye a la vez una gran corriente de lava (64 km de largo por 1,5-10 km de ancho) así como 700 km² de arenas de deslumbrante yeso blanco. Según Blair (1943) de las cinco especies de mamíferos que se dan en la corriente de lava cuatro han formado razas endémicas oscuras. La excepción, *Peromyscus eremicus*, se encuentra muy comúnmente en lugares convenientes del desierto que rodea la lava y el activo intercambio de población entre el desierto y la corriente de lava es lo que probablemente ha impedido la formación de una raza endémica. Entre las seis especies de mamíferos que se producen regularmente en las dunas de yeso sólo dos han quedado restringidos a ellas; las otras cuatro son frecuentes también en el terreno adyacente. Ambas especies ecológicamente restringidas han desarrollado razas endémicas: *Peromyscus apache*, como era de esperar ha formado una raza blanquecina; ¡en cambio el "gopher pocket" *Geomys* ha originado una raza negruzca! No se sabe hasta qué grado este contraste inesperado se debe a la inmigración reciente de un animal muy numeroso o al modo de vida oculta de este mamífero estrictamente subterráneo. Otras consideraciones sobre las razas de lava pueden verse en Benson (1933), Dice y Blossom (1937), Hooper (1941), Hoffmeister (1956) y Baker (1960). Análogas razas de sustrato se encuentran en los lagartos (Lewis, 1949).

La antigua literatura abunda en "explicaciones" contradictorias sobre tal coloración críptica, muchas de las cuales tienen un manifiesto regusto vitalista. Los intentos de explicar las "razas de desierto" con ayuda de factores climáticos (calor, sequedad, radiación solar) no son muy convincentes considerando la concordancia sorprendente con el color del sustrato y la íntima proximidad, en condiciones climáticas virtualmente idénticas, de razas de lava negra y de razas de caliza blanca o de arena de yeso. La opinión general actual es que tales razas de sustrato son el resultado de la selección por animales de presa. Esto es, los animales de presa cazan de preferencia a ejemplares que destacan más cuando hay que elegir entre individuos coloreados críptica y no crípticamente, como se ha demostrado por numerosas observaciones y experimentos (Faure, 1932; Boettger, 1931; Sumner, 1934, 1935; Isely, 1938; Ruiter, 1955). Los ratones de un color que se fusione bien con el fondo son cazados por los búhos en un número significativamente inferior al de los otros ratones incluso a intensidades de luz muy bajas (Dice, 1947). Un análisis de los caracoles *(Cepaea nemoralis)* cazados por los tordos prueba la clara ventaja selectiva de la coloración críptica (Sheppard, 1953a); a la misma conclusión llega el trabajo de Kettlewell (1961) sobre las polillas melánicas.

Por convincente que parezca no es seguro que la selección por los animales de presa constituya toda la respuesta. Desconcierta algo que algunos de los naturalistas que tienen la máxima experiencia con los animales de desierto nieguen que la presión selectiva por los animales de presa tenga nada que ver con la formación de las razas de sustrato, con color enmascarador (Heim de Balsac, 1936; Kachkarov y Korovine, 1942; Meinertzhagen, 1954; Hoesch, 1956). Estos autores insisten en que los animales de presa son extraordinariamente raros en los desiertos y que a ellos no cabe atribuir sino una pequeña fracción de la mortalidad, "demasiado pequeña para tener significación selectiva". Niethammer (1959) en un análisis cuidadosamente razonado refuta la validez de este aserto. Sin embargo, que el problema es complejo lo indica, por ejemplo, la diferencia en el grado de localización de razas de sustrato entre las alondras de África y de Asia. (Vaurie, 1951a:442-446).

4) *Variación geográfica del polimorfismo equilibrado*

La mayoría del polimorfismo que se encuentra en la naturaleza, como hemos visto en el Capítulo IX, se debe a un equilibrio delicado entre tres (o más) genotipos, cuando el heterocigote *Aa* por término medio supera selectivamente a las dos clases de homocigotes *AA* y *aa*. Este equilibrio delicado tiende a cambiar con las estaciones y cabría esperar que fuera algo distinto de localidad a localidad. En otras palabras, cabría esperar la aptitud relativa de los tres genotipos *AA*, *Aa* y *aa* a someterse a la variación geográfica. Así sucede de hecho; se ha encontrado variación geográfica en todo caso de polimorfismo bien estudiado. Dar una lista de ejemplos de polimorfismo geográficamente variable equivaldría a enumerar todos los casos conocidos de polimorfismo. Batteson (1913:121) ya conoció unos cuantos. Otros se han recogido en las revisiones de Mayr (1942, 1951a), Ford (1945), Huxley (1955a,b), Voipio (1950) y Andrewartha y Birch (1954:681) y en otras comunicaciones sobre polimorfismo citadas en los Capítulos VII y IX. Entre los estudios más detallados de la variación geográfica del polimorfismo en géneros o especies particulares podemos mencionar los verificados en el hamster (Gershenson, 1945), la ardilla *Sciurus* en Finlandia (Voipio, 1957; Fig. XI-5), la estructura de los dientes del ratón campestre *Microtus arvalis* (Zimmermann, 1952; Stein, 1958), las

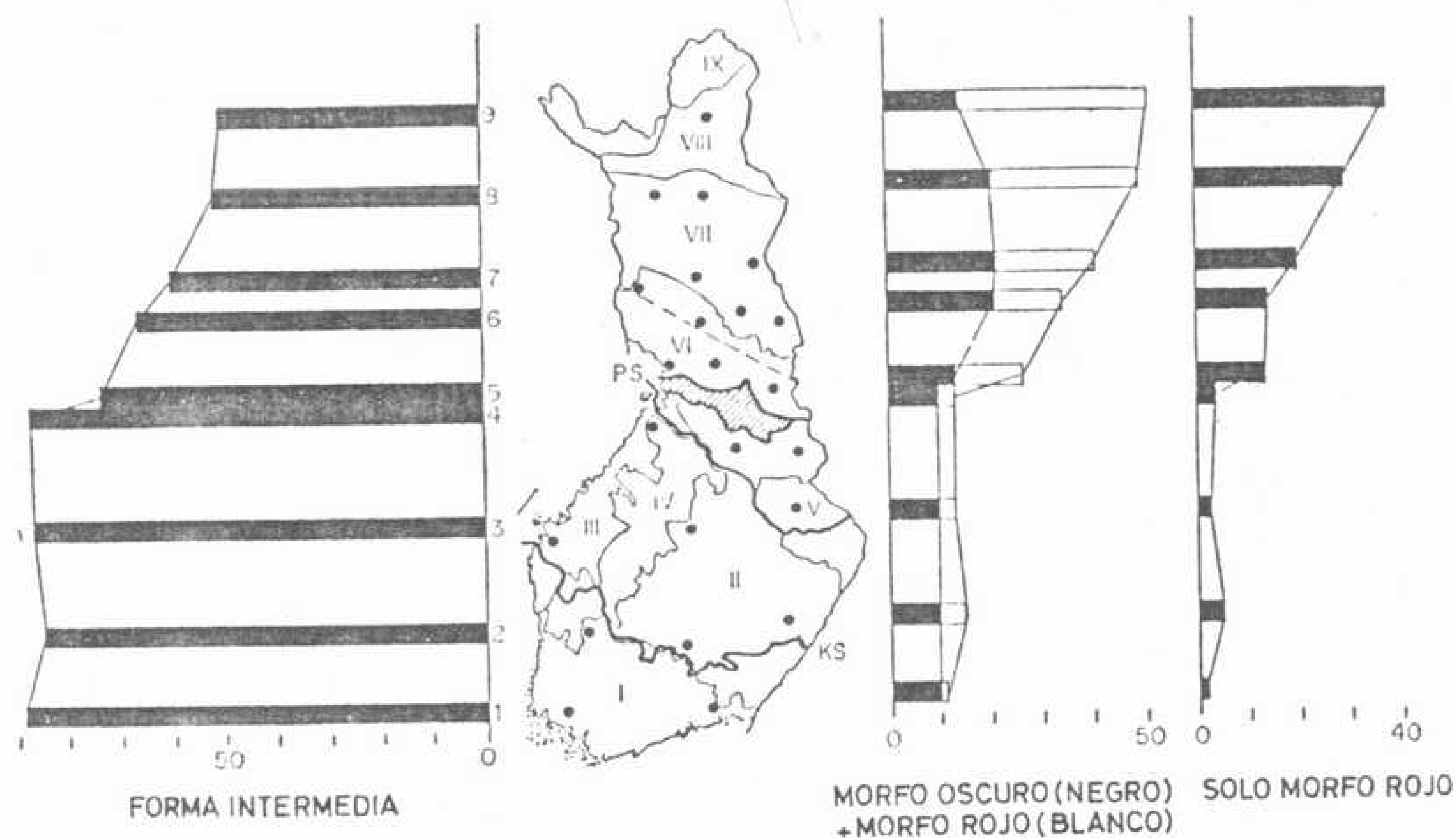


Fig. XI-5. Variación geográfica del polimorfismo en la ardilla *Sciurus vulgaris* en Finlandia. Las regiones I-IX son las bandas principales de vegetación. La región manchada separa la Finlandia meridional, con poca frecuencia de los morfos oscuros y rojos, de la Finlandia septentrional, con mucha más frecuencia de estos morfos. (Para detalles, véase Voipio, 1957.)

collalbas *Oenanthe* (Mayr y Stresemann, 1950), arao *Uria* (Southern, 1939), los peces *Xiphophorus* (Gordon, 1947), los abejorros *Bombus* (Reinig, 1939), la mariquita *Harmonia axyridis* (Dozbhansky, 1933; Komai y Hosino, 1951), las ordenaciones de genes en *Drosophila* (Dobzhansky, 1951, Patterson y Stone, 1952) y el crustáceo *Sphaeroma* (Hoestland, 1958).

De estos estudios surgen algunas generalizaciones. Hay algunas especies que muestran un grado bastante alto de polimorfismo por todo su ámbito, otras que son sumamente polimorfas en algunas regiones y bastante uniformes en otras. Entre las que son bastante polimorfas en general cuentan, por ejemplo, las collalbas *Oenanthe pleschanka, hispanica, picata y monticola* (Mayr y Stresemann, 1950); o, en el género *Drosophila*, *D. willistoni* (Dobzhansky, 1957b) y *suboscura* (Stumm-Zollinger, 1953). Las mismas cuatro ordenaciones de genes de *D. willistoni* que son las más comunes en el sur del Brasil son también las más frecuentes en Cuba y Florida (Townsend, 1952; Dobzhansky, 1957b). Una pauta distinta se observa en la polilla polimorfa *Zygaena ephialtes*, que muestra mucha fijación regional. En Italia y en Yugoslavia sólo se encuentra el morfo amarillo con alas posteriores coloreadas; en las partes occidental y septentrional del ámbito (desde Francia a Rusia) sólo se da la forma roja con alas posteriores negras. La especie es sumamente polimorfa en las regiones intermedias (Bovey, 1941).

Si uno singulariza el gene de un determinado morfo y lo sigue por el margen de una especie se pueden hacer las siguientes generalizaciones: 1) genes raros con frecuencia poseen distribuciones locales muy restringidas; el mismo gene puede reaparecer en partes muy alejadas del margen de la especie, habitualmente con la misma rareza; 2) donde el margen de la especie sea esencialmente continuo las frecuencias de genes suelen cambiar clinalmente y los clinos de morfos suelen ir paralelamente con los gradientes de clima (Komai, Chino y Hosino, 1950; Fig. IX-3); 3) en la periferia o en partes aisladas del margen de la especie generalmente se pierden algunos genes mientras que otros pueden "fijarse" (frecuencia de 100 por ciento).

La naturaleza adaptativa de esta variación, en la mayoría de los casos, es una mera hipótesis basada en las diferencias selectivas conocidas entre genotipos en los casos de polimorfismo equilibrado. El polimorfismo geográficamente variable era un fenómeno bastante misterioso antes de haberse comprendido bien la pleiotropía y de haberse comprobado que la porción visible del fenotipo determina sólo una parte del valor selectivo de un genotipo. La importancia del componente fisiológico invisible del fenotipo se demuestra por las diferencias selectivas con frecuencia notables entre heterocigotes y homocigotes dominantes, que no se pueden distinguir por el aspecto (véase en los Capítulos VII y IX un estudio más pleno de los factores pleiotrópicos crípticos).

Sin embargo, hay algunos casos en los que la variación geográfica misma del fenotipo visible es claramente adaptativa. Así sucede con parte de la variación microgeográfica de especies polimorfas adaptadas al sustrato como son los caracoles *Cepaea nemoralis* y *Littorina obtusata*. Aún se cumple más en el polimorfismo mimético en el que la frecuencia de los tipos miméticos de distintas regiones está determinada por las frecuencias locales de las especies que sirven de modelo. El paralelismo, en la variación geográfica, de los modelos y de las especies miméticas ofrece pruebas particularmente convincentes de la sensibilidad del proceso de la selección.

Conclusiones

Los descubrimientos surgidos del estudio de la variación geográfica han ejercido un impacto decisivo sobre el desarrollo del pensamiento evolutivo. La afirmación por los primeros mendelianos de que las mutaciones son algo drástico y quebrantador y sin ninguna relación con la selección obligó a los investigadores de la variación geográfica a adoptar una interpretación lamarckiana. La pequeñez de las diferencias geográficas, el carácter gradual de los cambios de población a población, la correlación

evidente con factores del medio, en pocas palabras todos los hallazgos de los investigadores de la variación geográfica desmentían la teoría de la mutación de De Vries. Cuando los genéticos mismos demostraron el error de la teoría de la mutación y, no sólo adoptaron la idea de las mutaciones pequeñas, sino que comenzaron a admitir la importancia selectiva del medio, no hubo ya ningún obstáculo para reconciliar a los genéticos con los investigadores de la variación geográfica. Estos últimos abandonaron su interpretación lamarckiana excepto unos cuantos que siguieron sin enterarse de la refutación de los conceptos de De Vries por la genética moderna.

Para la mente humana resulta difícil enfocar a la vez dos fenómenos distintos o dos aspectos distintos de un mismo fenómeno. El resultado es que tenemos una biología evolutiva con muchas dicotomías falsas: para mencionar unas cuantas, tenemos razas ecológicas y geográficas, barreras ecológicas y geográficas, variación adaptativa y filogénica. Goldschmidt (1940, 1948a) incurre en este error, cuando considera el papel de la variación geográfica en la especiación. Destaca correctamente que "la mayoría, si no todos los caracteres diferenciales de subespecie y de categorías todavía más bajas, son directa o indirectamente adaptativas", pero luego saca la conclusión de que tales hechos no tienen nada que ver con la especiación y la evolución filogénica. Esta conclusión se basa en el supuesto arbitrario de que un organismo tiene dos lotes de propiedades genéticas, una relativa a la "adaptación existencial" como la denomina y otra relativa a los cambios genéticos de importancia evolutiva. De hecho, todas las pruebas disponibles indican que no existe tal distinción. Un organismo no posee sino un solo genotipo. La adaptación a condiciones locales y al cambio evolutivo son dos aspectos del mismo fenómeno genético, el ajuste continuo de un complejo integrado de genes a un medio cambiante.

El estudio de la variación geográfica se ha traducido en un número de conclusiones bien establecidas.

1) Cada población de una especie difiere de todas las demás genéticamente y si se aplican ensayos sensibles también biométricamente y de otros modos.

2) El grado de diferencia entre distintas poblaciones de una especie varía desde una identidad casi completa a una diferenciación casi al nivel de especie.

3) La región ocupada por poblaciones superficialmente idénticas puede ser muy pequeña, como en algunos caracoles terrestres, o cubrir todo el margen de la especie como en algunas especies gemelas.

4) Los diversos caracteres de una especie pueden y suelen variar con independencia. Por ello, las poblaciones vecinas concuerdan en algunos caracteres y difieren en otros.

5) Todos los caracteres empleados para distinguir especies entre sí se sabe también que están sometidos a variación geográfica.

6) Los caracteres de una población dada tienen, al menos en parte, una base genética y tienden a permanecer en la mayoría de los casos bastante constantes a lo largo de los años.

7) La variación geográfica como un todo es adaptativa. Adapta cada población a la localidad que ocupa. Sin embargo, no todas las manifestaciones fenotípicas de esta adaptación genotípica son necesariamente adaptativas.

8) La adaptación ecotípica de poblaciones locales constituye una fuerza evolutiva centrífuga. Conduce a un aumento de la diversidad genética de la especie y se traduce, como subproducto del flujo de genes, en un reajuste continuo de los complejos de genes locales.

La variación geográfica es un fenómeno de población que ha contribuido mucho a nuestra comprensión de la naturaleza de la especie. Demuestra que el concepto tipológico de especie no es adecuado. Permite deducir que gran parte, si no toda la variación, es una respuesta adaptativa a las diversas exigencias ambientales variables. Algunos componentes variables del fenotipo, como el tamaño general, las proporciones y el color general, suelen ser claramente adaptativas. La variación geográfica de otros componentes, como ciertas pautas de color, no parecen directamente adaptativas, pero con frecuencia pueden probarse, por un análisis apropiado, que estos fenotipos "neutros" son manifestaciones externas de genotipos que regulan a la vez caracteres fisiológicos crípticos establecidos y mantenidos por selección natural.

La respuesta adaptativa de las diferentes poblaciones de una especie afecta de muchos modos a la estructura de una especie como un todo. Estos diversos aspectos de la estructura en poblaciones de una especie se estudiarán en el Capítulo XIII.

CAPÍTULO XII

LA ESPECIE POLITÍPICA DEL TAXONOMISTA

El concepto de especie adimensional está descalificado y sólo resulta válido para el naturalista local. Solamente en la situación local, la "especie" coincide con el "demo", con la población local. Sumando las propiedades de especie y de población unitaria, la especie adimensional tiene una simplicidad, cuyas virtudes el naturalista incansablemente exalta. Sin embargo, en su fuerza radica también su debilidad: este concepto de especie sólo puede aplicarse a la situación local.

Este hecho de que la especie adimensional constituya una simplificación excesiva se impuso muy poco después de su introducción en la literatura biológica, y de hecho ya se observó en los días de Linneo. Dos procesos, en particular, contribuyeron a desacreditar gradualmente el concepto de la especie tipológica, monotípica. Ambos fueron consecuencia de las exploraciones extensas en los siglos XVIII y XIX que transformaron al naturalista local en un explorador de grandes trayectos. Este explorador descubrió nuevas poblaciones locales que diferían algo de la población que se producía en la localidad tipo de una especie antes conocida. Linneo y (sus seguidores) se enfrentaron con este descubrimiento de la variación geográfica denominando a las poblaciones que se desviaban "variedades", como a las restantes desviaciones del tipo de la especie. Usó el mismo término, pues, para las razas geográficas, para las razas animales y plantas domésticas, para las variedades no genéticas, así como para los "sports" de los horticultores (véase luego "La variedad"). Un ejemplo es el modo de tratarse por Linneo (1758) las razas humanas. Reconoció bajo *Homo sapiens* seis variedades, cuatro de los cuales eran razas geográficas, A) *Americanus* B) *Europaeus*, C) *Asiaticus*, D) *Afer*, mientras que las otras dos eran monstruosidades o míticas.

Pallas, sólo poco después, utilizó el término *varietas* incluso con más frecuencia y en la mayoría de los casos en el sentido de raza geográfica. A su debido tiempo un número creciente de especies de los taxonomistas presentaban "variedades geográficas".

Esper, en su ensayo de 1781, *De varietatibus* (pág. 18), fue, al parecer el primero que diferenció deliberadamente "variedades accidentales", que él denominó *varietates*, y "variedades esenciales", que denominó subespecies. En la práctica, las "variedades esenciales" eran razas geográficas, las subespecies de la terminología moderna. El uso de "variedades" geográficas, razas o subespecies en la taxonomía animal al principio se difundió lentamente. Sin embargo, a partir de H. Schlegel (1844), las subespecies se utilizaron con frecuencia creciente en los grupos mejor conocidos de animales lo que se tradujo en el reconocimiento de un número creciente de especies politípicas.

El segundo factor que minó el concepto de especie monotípica radicó, de modo análogo, en el "coleccionismo geográfico". A medida que fue mejor conocida la fauna del mundo, se produjo con frecuencia creciente el hecho de que dos especies alopátridas que inicialmente se creía que eran totalmente distintas estaban conectadas por poblaciones intermedias, intergraduales. El sistemático honrado no tenía otra opción más que reducir las dos "especies" al rango de subespecies y reunirlas, junto con las poblaciones intermedias, en una única especie politípica extendida.

Permítasenos aclararlo con el ejemplo de las aves del grupo *Passerella* (+ *Melospiza*). Cuatro especies similares de gorriones se descubrieron en el este de Norteamérica por los primeros ornitólogos exploradores: el Fox Sparrow (*Passerella iliaca*, Merrem, 1786), el Swamp Sparrow (*P. georgiana*, Latham, 1790), el Song Sparrow (*P. melodia*, Wilson, 1810) y el Lincoln Sparrow (*P. lincolni*, Audubon, 1834). Durante la exploración del Oeste, a mediados del siglo XIX, se descubrieron nuevas formas de *Passerella*, por ejemplo en las islas de Kodiak (*insignis*), en Alaska (*rufina*), en California (*gouldi*) y en Arizona (*fallax*). Estas formas se describieron como "especies" porque a sus descubridores les parecían que diferían entre ellas tanto como las cuatro especies originales del este de Norteamérica. Sin embargo, al proseguir la exploración ornitológica de Norteamérica se encontraron nuevas poblaciones que eran intermedias entre las cuatro "especies" occidentales y entre ellas y el Song Sparrow (*melodia*) del Este de Norteamérica. En conclusión, las cinco "especies" terminaron por reducirse al rango de subespecies y por reunirse en una sola especie politípica, el Song Sparrow (*Passerella melodia*) que comprende más de 30 subespecies (Fig. XII-1).

Un ejemplo clásico de la fusión de "especies" alopátridas que resulta del estudio de cadenas de poblaciones es *Murella*, el caracol terrestre *iberus* de Sicilia (primeramente incluido en "*Helix*"). Kobelt (1881) estudió estas poblaciones de caracoles y describió sus hallazgos de modo gráfico y encantador:



FIG. XII-1. Pautas de distribución de especies politípicas de un ave. Los números señalan los márgenes en que crían 34 subespecies de Song Sparrow, *Passerella melodia*. (Según Miller, 1956.)

Como resultado de la exploración metódica de las montañas que rodean la Conca d'Oro (el valle donde se encuentra Palermo) llegué a la conclusión irresistible de que los cambios observados en los caracoles que viven en estas montañas se producen en una dirección muy definida y con arreglo a reglas definidas. Desde San Ciro al este, hasta Cato Gallo al oeste, la altura de las conchas de los caracoles aumenta con regularidad, las espiras se hacen más bulbosas y el peristoma se vuelve hacia atrás. *Helix globularis* Ziegler, se transforma en *Helix platychela* Menke *typica* y ésta se transforma hacia el oeste en *Helix sicana,* haciéndose cada vez más bulbosa, en tanto que en una dirección distinta a partir de él resulta *Helix rosaliae*...

El estudio anatómico del material vivo, que Mr. Wiegmann tuvo la amabilidad de emprender, no consiguió revelar ninguna diferencia. Parece indudable que *Helix globularis, platychela* y *sicana,* y sin duda también *muralis,* son sólo formas de una misma especie (pág. 62).

Estoy seguro de que puedo afirmar con confianza que las investigaciones ulteriores que se efectúen en las montañas de Sicilia descubrirán nuevas formas intermedias y que finalmente todos estos caracoles desde el oeste de Sicilia se reunirán en una sola especie que, sin embargo, estará muy lejos de concordar con el concepto habitual de especie. Sólo restan en Italia meridional dos círculos de formas de *iberus* (caracoles), que, sin embargo, están bien separados según mis experiencias: el de *Helix strigata,* en el que también incluyo *umbrica, surrentina, carseolana, Mariannae, signata,* y, en Sicilia, *nebrodensis* y *Huetiana;* y el de *muralis,* con *globularis, platychela, sicana, provincialis, Ascherae, Tiberiana* y así hasta *scabriuscula* (pág. 65).

¿Qué tendría que hacer el sistemático con tales círculos de formas? Se encuentran no sólo en los caracoles *iberus,* sino también en los *Macularias, Levantinas, Campyleas,* etc... Con suficiente material grandes grupos de especies se fusionarán en una sola especie colectiva, lo que haría sumamente difícil la clasificación. Por esto sigo una regla sencilla, práctica por poco científica que pueda ser. Considero una especie genuina lo que puedo diagnosticar sin largas y cuidadosas comparaciones y medidas. Lo que puedo distinguir sólo por medidas precisas lo denomino variedad. Hasta ahora, esta regla sencilla me ha resultado muy útil (pág. 66).

Kobelt describe claramente el conflicto entre las definiciones morfológica y biológica de especie. Casi siempre que se produjo tal conflicto en los primeros días de la zoología sistemática, se decidía en favor de la definición morfológica de especie.

Toda la historia del desarrollo del nuevo concepto de especie está por escribir. Mucho material importante ha sido recogido por Plate (1913). Rensch (1929, 1934), Stresemann (1951), Mayr (1942, 1957a), y otros autores en sus bibliografías. La historia completa llenaría un volumen y los comentarios que siguen no son sino una introdución al vasto tema. El cambio desde la especie tipológica-morfológica a la especie politípica, definida biológicamente, se produjo gradualmente y con velocidades distintas en los distintos campos de la taxonomía. No está claro todavía en qué medida diversos autores llegaron a sus ideas con independencias y en qué medida influidos por otros.

En lo que respecta a la ornitología, este desarrollo puede rastrearse en Gloger (1833), que intentó sistematizar las reglas de la variación geográfica en el color; en Schlegel, que desde 1844 aplicó consecuentemente designaciones trinómicas a las poblaciones alopátridas; a Cassin, Baird y Coues, que utilizaron los trinomios por extenso y redujeron al rango de subespecies todas las "especies" intermedias; en Seebohm (1888) que aplicó el concepto de especiación geográfica al estudio de la variación geográfica en las aves; y finalmente en Kleinschmidt y Hartert, que añadieron el principio de variación geográfica como criterio de coespecificidad. Todo estudio de la variación geográfica ha contribuido a poner en duda el concepto de especie linneana de modo que todos los autores mencionados en el Capítulo XI como iniciadores del estudio de la variación geográfica, en mamíferos, peces, caracoles e insectos tienen también importancia en la historia del concepto de especie politípica. Entre los investigadores de insectos los primeros que hicieron aportaciones directas o indirectas al desarrollo del concepto fueron Weissmann, Eimer y Staudinger y posteriormente en particular Karl Jordan. En una serie clásica de revisiones de géneros y familias, Jordan llegó a un concepto de especie que ha servido de modelo para todos los investigadores posteriores (Mayr, 1955b).

PROBLEMAS DE LA ESPECIE POLITÍPICA

El desplazamiento desde la especie adimensional a la multidimensional plantea problemas prácticos y conceptuales. Los dos conceptos son radicalmente distintos (Mayr, 1957a): la especie adimensional se define objetivamente (no arbitrariamente) por la solución de continuidad que la separa de otra especie (simpátrida), mientras que la especie politípica está caracterizada por una continuidad real o potencial genética de poblaciones alopátridas. Este hecho no puede determinarse sino de modo arbitrario en muchos casos. La especie adimensional es un fenómeno singular; la especie multidimensional es un fenómeno de grupo, un fenómeno colectivo.

La mayoría de los taxonomistas han cerrado los ojos a las consecuencias de este cambio y continúan usando el término de "especie" aunque ha llegado a significar algo muy distinto de la "especie" de Linneo. Kleinschmidt (1900) tal vez fue el primero en percibir el cambio. Razonó justificadamente, que la especie politípica es en la naturaleza una categoría superior puesto que está formada, con mucha frecuencia, por la reunión de muchas especies locales, como, por ejemplo, por la reunión de las diversas "especies" de gorriones en el Song Sparrow politípico. Pretendía que resultaría confuso utilizar el término linneano de especie para esta categoría colectiva "superior" y propuso el término *Formenkreis* (círculo de formas). Rensch (1929) señaló que este término había sido usado anteriormente en paleontología para un fenómeno diferente y también que Kleinschmidt no distinguía claramente entre especies politípicas verdaderas y grupos de especies alopátridas. Por ello introdujo el término *Rassenkreis* (círculo de razas) para la especie politípica y reservó el término de "especie" para la especie monotípica. Esta propuesta de una nomenclatura dualista encontró pocos partidarios, en particular desde que pronto se comprobó que la mayoría de las denominadas especies monotípicas son agregados de poblaciones genéticamente distintas y, por tanto, categorías colectivas. El término *Rassenkreis* tenía la desventaja adicional de que su equivalente inglés (como el castellano) sugiere una disposición circular de las razas por lo que con frecuencia se ha aplicado incorrectamente a casos de superposición circular. La terminología conveniente "especie monotípica" y "especie politípica" se propuso por primera vez por Huxley (1940) y ahora se ha adoptado casi universalmente. Una especie politípica puede definirse como una especie que contiene dos o más subespecies. Una especie monotípica como una especie que no se divide en subespecies.

LA EXISTENCIA DE ESPECIES POLITÍPICAS EN EL REINO ANIMAL

La existencia de especies politípicas se ha establecido en la mayoría de los grupos de animales. Han recogido abundantes ejemplos Rensch (1934, 1947) Huxley (1940, 1942), Mayr (1942), Schilder (1952) y otros autores. Revisiones más especializadas se han hecho para las aves (Mayr, 1951a), reptiles (Laurent, 1952), animales de caza (Voipio, 1950), mariposas (Remington, 1951) insectos (Hubbell, 1956), animales de agua dulce (Brooks, 1957b), para mencionar unos cuantos. Algunas de las mejores publicaciones taxonómicas actuales están dedicadas a efectuar revisiones o monografías detalladas de especies politípicas. Recogerlas supondría citar la mayor parte de la moderna literatura taxonómica. Las que recientemente me han llamado la atención tratan de mamíferos (Hall, 1951; Blair, 1950), aves (Miller, 1941; Vaurie, 1949; Galbraith, 1946), reptiles (Klauber, 1946, 1947; Rodgers y Fitch, 1947), ranas (Moore, 1944), salamandras (Hairston y Poope, 1948), peces (Gordon, 1947; Miller, 1948) y casi todos los grupos de insectos, isópodos terrestres (Vandel, 1951, 1953; Fig. XII-2), crustáceos (d'Ancona, 1942; Tonolli, 1949; Kiefer, 1952; Penn, 1957; Johnson, 1960), milípodos (Hoffman, 1951), escorpiones (Vachon, 1958), arañas (Holm, 1956), y muchos moluscos. Otros ejemplos se citan en el Capítulo XI.

Rensch (1929, 1947) ha llamado repetidas veces la atención sobre la existencia igualmente difundida de especies politípicas entre animales marinos. Este hecho está muy enmascarado por la nomenclatura habitual en

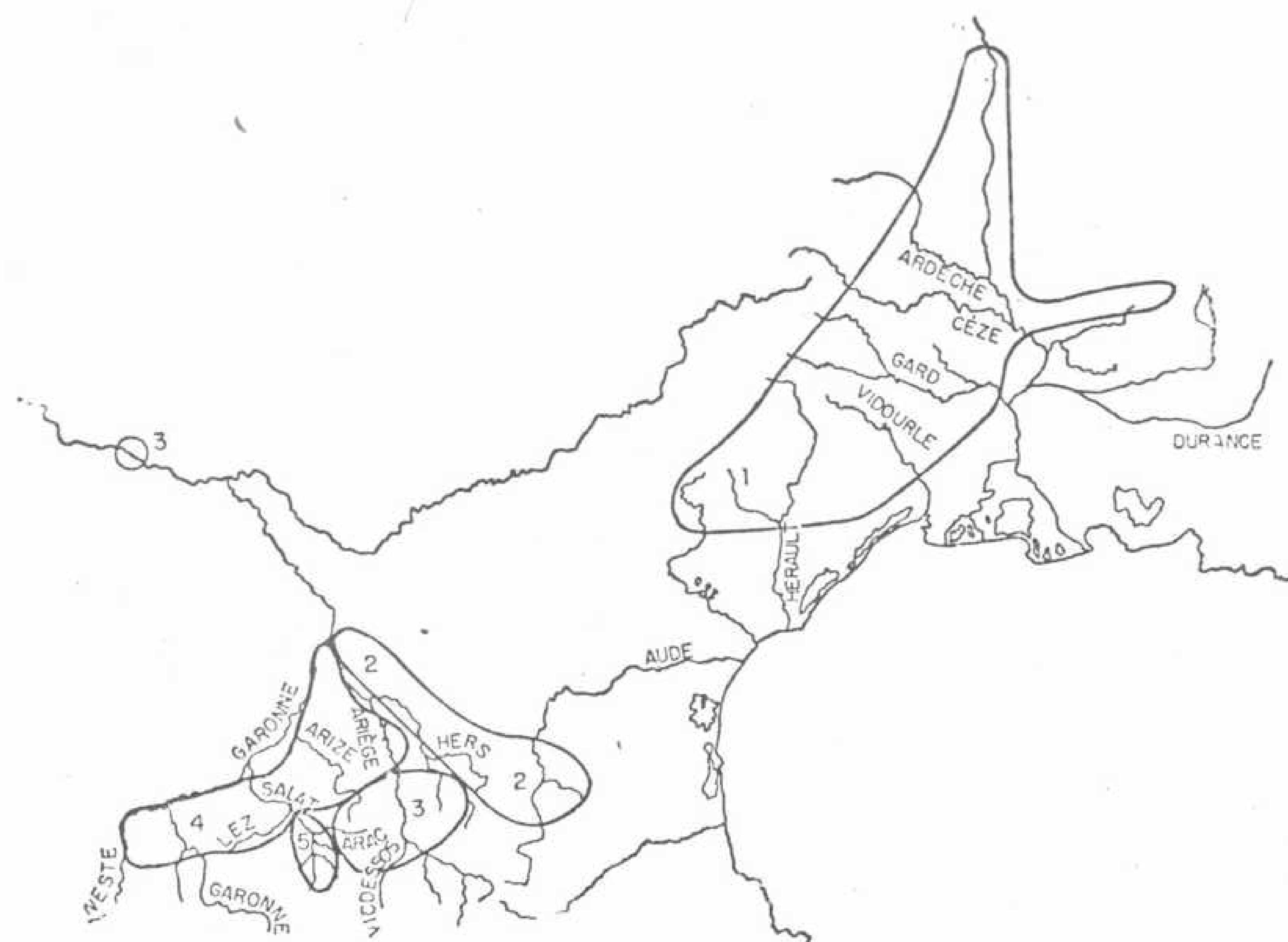


Fig. XII-2. Una especie politípica de isópodo terrestre (*Phymatoniscus*) procedente del sur de Francia. (Según Vandel, 1953.)

la mayoría de los grupos marinos. Las poblaciones alopátridas suelen considerarse "variedades" si sólo son ligeramente diferentes y especies genuinas si difieren lo suficiente para diagnosticarse por caracteres clave. Hay una gran necesidad de proseguir la labor de vanguardia de Döderlein (1902) y unir los animales marinos en especies politípicas, aunque la labor de Tortonese (1950) y de sus colaboradores indique que algunas de las "subespecies" de Döderlein no sean sino variantes individuales. Una revisión en curso de los equinoides de aguas someras de las Antillas ha revelado que, con una sola excepción, todos eran miembros de especies politípicas (Mayr, 1954b). Un estudio de la monografía de Mayer de la medusa (1910) muestra que lo mismo sucede en este grupo de animales marinos.

Está ya bien establecido que la existencia de especies politípicas es un fenómeno universal en el reino animal. No se conoce tribu ni familia en la que no se hayan encontrado especies politípicas cuando se han buscado. Se conocen incluso en animales tan uniformes morfológicamente como *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952). Las afirmaciones de algunos autores contemporáneos de que faltan especies politípicas en las familias en que están especializados se basan, o en un conocimiento insuficiente de estas familias (no se dispone de bastantes ejemplares periféricos o de poblaciones periféricamente aisladas) o a la tendencia de algunos autores a considerar todo grupo geográfico morfológicamente distinto como especie.

Este fenómeno de la especie politípica no está restringido a los animales. La mayoría de las especies de plantas, a menos de estar sumamente localizadas, muestran alguna variación geográfica, y esta variación basta con frecuencia para justificar el reconocimiento por la nomenclatura de razas locales o regionales. La frecuencia de especies politípicas en las plantas a veces se pasa por alto, porque está enmascarada por formas más notorias de variación, como las causadas por poliploidia, apomixia e hibridación. Por ello sólo recientemente los botánicos comienzan a seguir la labor de vanguardia de Wettstein y Cajander. Como en los animales, las especies politípicas son más frecuentes cuando los márgenes son insulares, es decir en regiones montañosas y en archipiélagos (véase también Stebbins, 1950; Grant, 1952a, 1957; Lewis, 1956).

El valor del concepto de la especie politípica

Reuniendo numerosas "especies" alopátridas más o menos aisladas y morfológicamente distintas en especies politípicas se ha conseguido no sólo el resultado práctico de perfeccionar mucho la clasificación de los animales, sino también se ha abierto el camino para una mejor comprensión del proceso de la especiación (Capítulo XVI).

Simplificación del sistema. El efecto más inmediato y notorio del método es una simplificación del sistema. El hecho se ilustra muy bien con unas cuantas cifras. La lista última completa de las aves del mundo (Sharpe, 1909) comprendía unas 19 000 especies genuinas. La ordenación de estas especies (y de muchos centenares más, descubiertas desde 1910) en especies politípicas ha reducido el número total a unas 8 600 (Mayr y Amadon, 1951). Hall (1951) consiguió reunir 22 especies descritas de comadrejas americanas en cuatro. Varios miles de "especies" de mamíferos eurásicos se han reunido por Ellerman y Morrison-Scott (1951) en unos 700. Unas 30 ó 40 "especies" de *Coregonus* holoárticos se han reducido por Svärdson (1957) a cinco especies. Mucha mayor importancia tiene devolver a la categoría de especie pensamiento biológico y homogeneidad. Se encuentran unas 28 000 subespecies en 8 600 especies de aves, y es evidente que supondría una evaluación sistemática bastante confusa si se diera el mismo rango a estas subespecies que a las especies plenas. Sin embargo este tratamiento desigual es habitual en muchos de los grupos en los que el concepto de especie politípica no se ha adoptado todavía y en los que toda población aislada se clasifica como especie plena.

Un beneficio más de la adopción de especie politípica es que ha contribuido a reevaluar y a simplificar la clasificación de géneros. Por ejem-

plo, en cuanto las 19 000 especies nominales de aves se agruparon en especies politípicas resultó evidente que muchos de los pretendidos géneros eran monotípicos. Cada uno de tales géneros no era sino la designación de una especie morfológicamente distinta. El género, así definido, coincidía con la especie politípica y no conseguía su verdadera función, a saber, la de indicar una relación entre especies. Para restablecer el equilibrio fue necesario hacer una gran reorganización de géneros aviares que los redujo desde 6 000-7 000 (número reconocido por varios autores hacia 1920) a unos 1 700 ó 1 800 (número habitualmente admitido); en el curso de la reevaluación del género ha sido posible mostrar que las diferencias "morfológicas" distinguen casi cada dos especies (excepto las especies gemelas), y que las meras diferencias morfológicas no constituyen, pues, un criterio genérico aplicable. De hecho, diferencias morfológicas bastante estrictas pueden a veces encontrarse incluso entre subespecies diferentes de una misma especie politípica. Definir el género como un grupo de especies relacionadas permite una considerable simplificación de la clasificación de géneros. Conduce, por ejemplo, en las familias opiliónidas Phalangodidae y Cosmetidae a reducir el número de géneros desde 108 a 11 (Goodnight y Goodnight, 1953). No resultaría extraño que la aplicación del concepto de especies politípicas a animales fósiles, en particular a los invertebrados fósiles, condujera a una simplificación del nivel de especie y género semejante al que ha experimentado la neontología.

Valor eurístico. La aplicación del concepto de especie politípica ha resultado particularmente fructífero para elucidar situaciones taxonómicas complejas. En cada caso fuerza a decidir de modo inequívoco si dos formas deben o no considerarse coespecíficas. La necesidad de clasificar grandes números de "especies nominales" y de "variedades" en especies politípicas, biológicas, no sólo se ha traducido en un gran refinamiento de la técnica taxonómica, sino que ha descubierto la ruta por la que las poblaciones alcanzan el nivel de especies. Los criterios por los que especies previamente separadas se reúnen en especies politípicas se ha discutido en la literatura taxonómica (Rensch, 1934; Mayr, Linsley y Usinger, 1953). Entre las cuestiones que hay que considerar cuentan las siguientes: si las poblaciones son simpátridas o alopátridas; si, cuando son alopátridas y están en contacto mutuo, presentan indicaciones de flujo de genes (hibridación) en la zona de contacto; y si, cuando están completamente aisladas, muestran el grado de diferenciación morfológica típico de las especies indiscutiblemente simpátridas del grupo. Con una conveniente consideración de estos criterios, en la mayoría de los casos puede desentrañarse el grado de relación y pueden distinguirse los grupos de formas alopátridas que deberían considerarse como especies politípicas. En algunos casos las relaciones son tan complejas que una ordenación satisfactoria sólo puede alcanzarse lentamente, por tentativa y error. Las serpientes del oeste de Norteamérica del complejo *Thamnophis ordinoides* ilustran el caso. En un análisis muy profundo, Fitch (1940) reconoció once formas que clasificó en tres especies: *ordinoides* (nueve subespecies de las que la mayoría poseen márgenes que se imbrican), *hammondii* y *digueti*. Mayr (1942) volvió a analizar los datos de Fitch y, aplicando el concepto de especie politípica, dividió el complejo muy acusadamente en tres especies politípicas *ordinoides*, *couchii* (que incluye *hammondii* y *digueti*) y *elegans*. Esta disposición elimina la existencia ilógica de diez áreas con "subespecies" simpátridas, aisladas en la reproducción, pero que dan lugar a dos zonas de hibridación considerada interespecífica. Una de éstas fue eliminada por Fox (1948a), que mostró que no existe intergradación entre *ordinoides* y la "*atratus*" de algunos autores (= *terrestris*) y que la última pertenece a *elegans*. Esto sólo deja una zona de hibridación en la cuenca del río Klamath (Fig. XII-3). La intergradación entre *biscutatus* y *elegans* y la libre hibridación entre *elegans biscutatus* y *couchii hydrophila* demuestra que el aislamiento reproductivo entre *elegans* y *couchii* se ha roto por completo. La especie *couchii* es, además, un buen ejemplo de superposición circular, puesto que los eslabones terminales de una cadena o razas, *atratus* y *hammondii* se superponen ahora en las comarcas de Monterrey y San Luis Obispo sin cruzamiento (Fox, 1951). Estudiando la conducta de cada población con respecto a otras poblaciones alopátridas o simpátridas ha sido, pues, posible llegar a un cuadro mucho más equilibrado de relaciones.

Limitaciones y exageraciones. Un estudio de la especie politípica resultaría incompleto sin señalar las limitaciones de este método. Algunos autores han llegado al extremo de suponer que la alopatría por sí misma es prueba de coespecificidad. Esto no es verdad. Una población geográficamente aislada puede o no ser coespecífica de la población alopátrida con la que esté más íntimamente emparentada. El mero hecho del aislamiento geográfico sólo facilita una información equívoca acerca del aislamiento reproductivo, que sólo constituye el criterio de la diferenciación específica.

No cabe duda de que la aplicación de la especie politípica se ha llevado demasiado lejos en muchos casos, al aplicar por primera vez el concepto sistemáticamente a un grupo de animales. Mayr (1951a) da una serie de una docena de pares de especies de aves que, en tiempos, se consideraron coespecíficas; Vaurie (1955) añadió otros varios. En la mayoría de estos casos las dos especies eran o completamente alopátridas o sólo se superponían en una estrecha zona marginal sin ninguna señal de intergradación. Esta falta completa de intergradación en una zona continental, en ausencia de barreras geográficas, se considera hoy como prueba de una diferenciación específica. En su revisión de la mariposa *Papilio machaon*, Eller (1939) incluyó una serie de formas norteamericanas en esta especie politípica. Sin embargo, un análisis genético efectuado por Clarke y Shep-

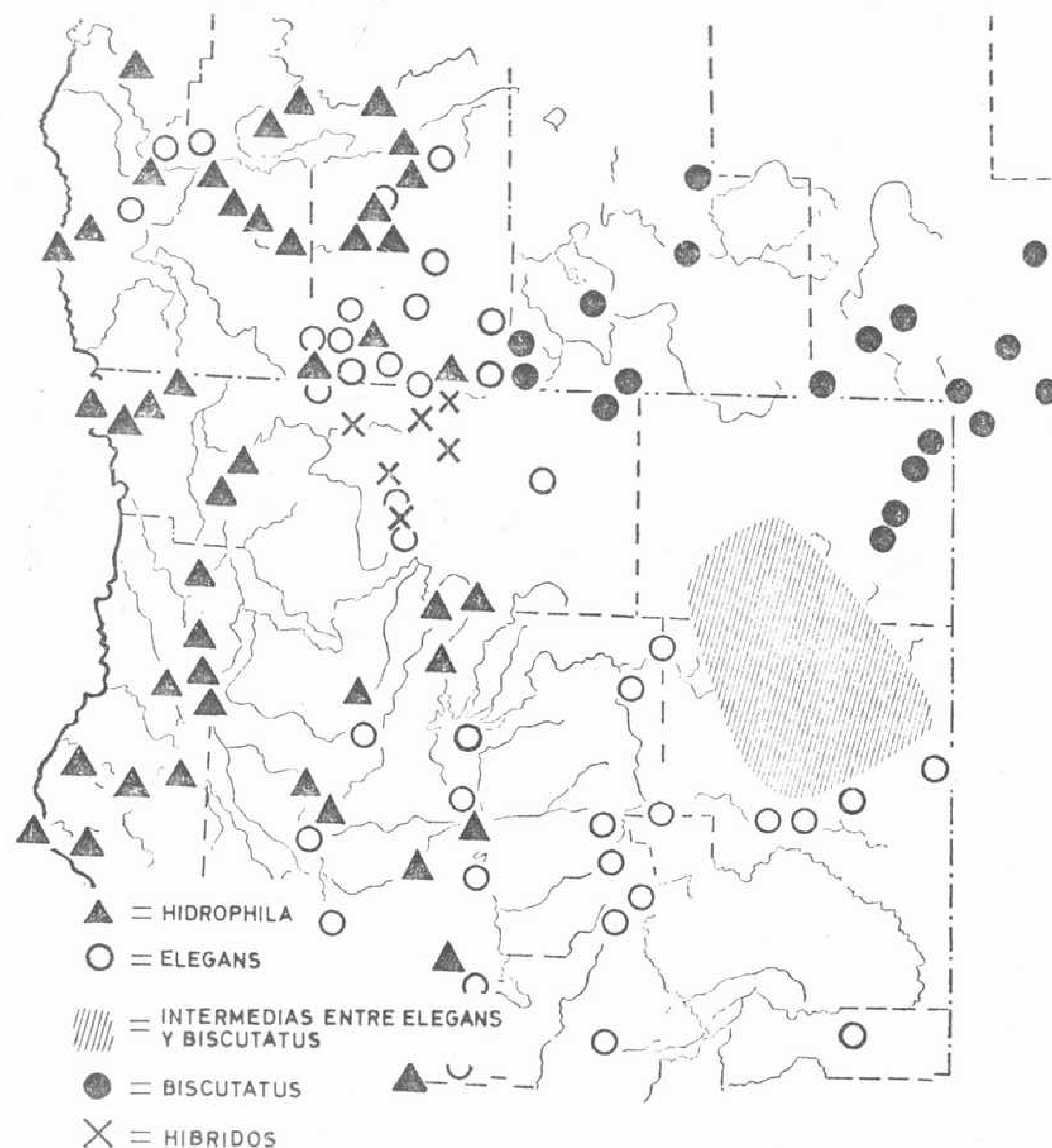


Fig. XII-3. Distribución de dos especies de serpientes (*Thamnophis*) en el norte de California y sur de Oregón. Las dos especies son en gran parte simpátridas que no se cruzan, pero forman poblaciones híbridas (*X*) en la región del Klamath. Es posible que *biscutatus* deba algunos de sus caracteres a introgresión desde *hydrophila*. (Original según Fox, 1951.)

pard (1955) mostró que varias de estas formas habían alcanzado ya el rango de especies. En una magnífica síntesis, Ellerman y Morrison-Scott (1951) han ordenado de modo muy distinto los mamíferos de Eurasia y de la región oriental en especies politípicas. Aquí también resulta bastante evidente que en la agrupación se ha ido a veces un poco lejos. En las formas insulares, análogamente, puede mostrarse a veces que formas que, a

primera vista, parecían ser representantes geográficos, no están de hecho tan íntimamente relacionadas (Myers, 1950). Resulta evidente de estos ejemplos que la provechosa hipótesis de trabajo de que la alopatría indica coespecificidad debe comprobarse en cada caso con ayuda de todas las pruebas corroborativas posibles. Aunque suele ser fidedigna, la alopatría por sí sola no es un índice infalible de coespecificidad.

El método de clasificar las poblaciones en especies politípicas está más sujeto a venirse abajo donde una especie o grupo de especies esté evolucionando de modo activo. El grupo de especies *Thamnophis ordinoides*, antes estudiado, es un caso señero. En las regiones insulares, la decisión de cuáles sean los aislados que deben reunirse en especies politípicas, resulta con frecuencia completamente arbitrario. Las dificultades son especialmente notorias donde los subgrupos de una especie han cambiado sus exigencias ecológicas, y, por una nueva expansión del margen, han entrado en contacto secundario con otros subgrupos de la especie. La conducta de las poblaciones que se encuentran es, con frecuencia, impredecible. Además, las formas que se han comportado frente a otras como genuinas especies, aisladas en la reproducción, se asemejan a veces en el fenotipo más que lo hacen formas intergraduales o que se cruzan. Tal situación se da en muchos grupos de especies de las aves de las islas del mar del Sur. Sirvan de ejemplo *Rhipidura rufifrons* (Mayr y Moynihan, 1946), *Edolisoma tenuirostris-morio* (Mayr, manuscrito), *Pachycephala pectoralis* (Galbraith, 1956) y *Ptilinopus* (Cain, 1954b). Los casos de superposición circular (Capítulo XVI) son nuevos ejemplos de las dificultades que la evolución a veces presenta a quienes intentan aplicar el concepto de especie politípica.

La terminología de las subdivisiones de la especie

Como implica su nombre, la especie politípica tiene subdivisiones. Los tipos de subdivisiones distinguidas por diversos autores y los términos que han propuesto están influidos por su pensamiento filosófico. Algunos tienen como último objetivo facilitar la tarea formalista, puramente pragmática, de clasificar ejemplares; otros intentan encontrar unidades con significado biológico o evolutivo. Aunque nos ocupamos principalmente de aspectos evolutivos de la estructura de la especie, no podemos evitar del todo discutir términos de un significado taxonómico puramente práctico, puesto que estos términos (por ejemplo, el de "subespecie") se ha empleado mucho en la literatura evolutiva.

La variedad

La variedad (*varietas*) es la sola subdivisión de la especie admitida por Linneo y por los primeros taxonomistas. Una variedad es algo que se desvía del tipo ideal de la especie. En su *Philosophia Botanica* (1751, número 158) Linneo la caracterizó como sigue: "Existen tantas variedades como plantas diferentes producidas a partir de la semilla de la misma especie. Una variedad es una planta cambiada por una causa accidental: clima, suelo, temperatura, vientos, etc. Una variedad, en consecuencia, revierte a su condición original cuando el suelo se cambia". Una variedad se define, pues, como una modificación no genética del fenotipo. Su exposición de las variedades en el reino animal (núm. 259) indica que Linneo incluía bajo el término "variedad" no sólo variantes climáticas no genéticas sino también razas de animales domésticos y variantes genéticos dentro de una población. Como ejemplos de variedades en el reino animal señala "las vacas blancas y negras, las pequeñas y las grandes, las grasas y las magras, las de pelo liso y las lanosas; análogamente las razas de perros domésticos". Un análisis de las variedades admitidas por Linneo en sus escritos taxonómicos, indica que comprende una serie muy heterogénea de desviaciones del tipo de la especie (Clausen, 1941). Sólo algunas eran razas geográficas o subespecies genuinas. El término "variedad" nació con la tara de una ambigüedad inherente. Gran parte de la argumentación en el siglo pasado (por ejemplo Gloger, 1833) sobre el significado biológico y evolutivo de variedad (véase también la discusión de Darwin con Wagner, Mayr, 1959a) se debe al hecho de que en el término se confunden dos fenómenos enteramente distintos: *a*) variantes individuales dentro de una población polimórfica; *b*) poblaciones diferenciales en una especie politípica.

Cada vez se ha hecho más evidente que esta confusión sólo podía resolverse restringiendo el nombre de "variedad" para uno de los dos componentes, o abandonándola sencillamente. Cuando los tres grandes sistemáticos del Tring Museum (Rothschild, Hartert y Jordan) fundaron una nueva revista biológica la introdujeron con el siguiente preámbulo editorial (1894, *Novitates Zoologicae*, 1:1):

> El término variedad, especialmente entre los entomólogos, se ha utilizado indiscriminadamente para denotar una variación individual dentro de una especie o razas climáticas o geográficas. Por consiguiente, para evitar todos los posibles errores hemos determinado prescindir del término variedad. Para denotar las variaciones individuales emplearemos en esta revista el término aberración, y para la forma geográfica que no alcance el rango de especie plena el término de subespecie.

El abandono del término "variedad" para las razas geográficas es casi completo en zoología. Un movimiento similar en botánica no ha conseguido aceptación unánime.

La subespecie.

El término "subespecie" que alcanzó uso general en taxonomía durante el siglo XIX constituye un sustituto de "variedad" en su significado de raza geográfica. En consecuencia el término "subespecie" desde el comienzo mismo estuvo lastrado de todas las limitaciones tipológicas del término "variedad". Se consideró una unidad taxonómica análoga a la de especie morfológica, con los mismos objetivos pero de un nivel taxonómico inferior. Correspondiendo a la definición de la especie que la considera como la categoría que comprende los individuos que se ajustan al tipo de la especie, la subespecie se definía como el conjunto de los individuos que se ajustan al tipo de la subespecie. Esta definición indujo a muchos autores a comparar cuidadosamente material procedente de toda localidad recién descubierta con ejemplares de la localidad tipo de una subespecie previamente definida. Siempre que un análisis biométrico morfológico profundo determinaba una diferencia media entre las muestras, el hecho se consideraba por estos autores como justificación suficiente para describir una nueva subespecie. En los grupos de animales más intensamente estudiados este modo de abordar el problema ha permitido una copiosísima cosecha de nuevas subespecies y ha amenazado seriamente la utilidad de la categoría de subespecie.

Este método no es bueno, no solamente porque conduce a dificultades prácticas, sino porque su pensamiento subyacente es erróneo. Las especies no están compuestas de subtipos uniformes, de subespecies, sino de un número casi infinito de poblaciones locales, cada una de las cuales, en las especies sexuales, consta de individuos genéticamente distintos. Las dificultades del concepto de subespecie se intensificaron por tentativas persistentes de considerar la subespecie, no meramente como un dispositivo práctico del taxonomista, sino también como una "unidad de la evolución". Cuanto mejor se conoce la variación geográfica de una especie, más difícil resulta delimitar subespecies y más evidente se hace que muchas de tales delimitaciones son completamente arbitrarias. Wilson y Brown (1953) han señalado que cuatro características de la variación geográfica contribuyen a estas dificultades de delimitación: 1) la tendencia de diferentes caracteres a mostrar direcciones de variación geográfica independientes (véase Capítulo XIII); 2) la aparición independiente de poblaciones similares o indistinguibles por el fenotipo, en regiones muy separadas ("subespecies politópicas"); 3) la existencia de razas microgeográficas dentro de subespecies reconocidas formalmente; y 4) la arbitrariedad del grado de distin-

ción elegido para justificar la separación subespecífica de poblaciones locales ligeramente diferenciadas. Cada uno de estos fenómenos muestran lo equívoco que resulta el excesivo fraccionamiento de la especie en subespecies, particularmente donde las poblaciones contiguas estén enlazadas por gradientes de carácter. También se observa que la subespecie, que enmascara tanta variabilidad inter e intrapoblacional, es, en conjunto, una categoría no utilizable en estudios evolutivos; la subespecie como tal no es una de las unidades de la evolución. Sin embargo, esta excesiva simplificación es lo que ha hecho de la subespecie un instrumento conveniente para el clasificador y lo que explica la repugnancia del taxonomista práctico a abandonar este cómodo dispositivo de archivamiento.

La definición moderna de subespecie difiere mucho de la de variedad geográfica de Linneo. Intenta enfrentarse con las diversas objeciones antes recogidas y puede expresarse del modo siguiente. *Una subespecie es un agregado de poblaciones locales de una especie que habitan en una subdivisión geográfica del margen de la especie y que difieren taxonómicamente de otras poblaciones de la especie.*

Interesa destacar ciertos aspectos de esta definición:

1) Una subespecie es una categoría colectiva debido a que toda subespecie consta de muchas poblaciones locales, todas las cuales difieren ligeramente entre sí genética y fenotípicamente. (Véase también Hubbell, 1954; Doutt, 1955.)

2) Toda subespecie tiene un nombre formal (nomenclatura trinómica) lo que evidentemente conduciría a un caos de nomenclatura si cada población local ligeramente distinta se dignificara por un trinomio. Por ello se consideran subespecies solamente cuando difieren "taxonómicamente", esto es por caracteres morfológicos con valor de diagnóstico. La magnitud de estas diferencias taxonómicas sólo puede determinarse por acuerdo entre los taxonomistas que trabajan en el grupo (Mayr, Linsley y Usinger, 1953).

3) Aunque suele ser posible adscribir las poblaciones a una determinada subespecie, no sucede así necesariamente con los individuos, si se considera la variabilidad individual de cada población y la superposición de las curvas de variación de poblaciones adyacentes.

4) Una subespecie habita una subdivisión geográfica definida del margen de la especie, consecuencia necesaria del hecho de que las subespecies están compuestas de poblaciones y de que cada población ocupa parte del margen. La distribución de la subespecie se determinará en gran parte por la correlación entre los caracteres de diagnóstico y el medio; en consecuencia el margen de una subespecie puede ser a veces discontinuo (subespecies politópicas).

En el caso de parásitos, en los que el principal factor espacial es la separación sobre diferentes especies de huésped, el margen de huésped toma el lugar del margen geográfico y la mayoría de las subespecies son razas de huésped. Algunas parecen meras modificaciones agenéticas; otras corresponden realmente a subespecies Hoare (1952); y por último, otras pueden ser de hecho especies gemelas. Su verdadero estado biológico sólo puede establecerse por análisis detallado o por experimentación.

Todas las tentativas de sustituir la subespecie por una terminología diferente o de abandonarla sencillamente, han resultado inaceptables en la práctica taxonómica (Mayr, 1954c; Inger, 1961). La categoría de subespecie continúa constituyendo un medio cómodo de clasificar muestras de población de una especie geográficamente variable, en particular las que constituyan ínsulas geográficas fenotípicamente distintas. Sin embargo, debe tenerse siempre en cuenta que, en muchos casos, la subespecie es un artefacto y que no es una "unidad de la evolución". Ni debe confundirse la subespecie con fenómenos de naturaleza muy distinta como son los gradientes de carácter (clinos).

El antecedente tipológico del concepto de subespecie sigue apareciendo en gran parte de la terminología corriente, como, por ejemplo, en la afirmación frecuente de que las "subespecies *A* y *B* se superponen ampliamente en su área de contacto". El término "superposición" se utiliza aquí de modo ambiguo. Si las dos poblaciones coexisten simpátridamente sin cruzamiento, no son subespecies sino especies. Si, por otra parte, las dos "subespecies" en cuestión son segregados meramente arbitrarios de una sola población de reproducción, entonces no son subespecies distintas que se superponen. No se puede adscribir individuos de una sola población de reproducción a dos subespecies distintas. La comprensión clara de términos como "población", "subespecie", "superposición" y "reproducción interior ("inbreeding") no sólo permitirán una mayor precisión en las aseveraciones, sino de hecho, en algunos casos, un análisis más fino.

Se debe consultar la literatura taxonómica (por ejemplo, Mayr, Linsley y Usinger, 1953) para discutir problemas especiales de la categoría subespecie, como son el tratamiento taxonómico de poblaciones ligeramente diferenciadas y la clasificación formal de ínsulas geográficas. Estas cuestiones tienen poco interés evolutivo.

Otras categorías intraespecíficas

Falta discutir otros varios nombres que se han utilizado para las categorías intraespecíficas. Se han atribuido significados muy distintos al término "raza". En la expresión "raza geográfica" a veces se le hace sinónimo de "subespecie". Sin embargo en muchas ramas de taxonomía, así como en la vida diaria, el término "raza" se utiliza coloquialmente para designar poblaciones o agregados de poblaciones dentro de subespecies reconocidas

formalmente. Con la expresión "raza ecológica" (véase luego) se designan poblaciones diferenciadas ecológicamente; la expresión "raza microgeográfica" se aplica a poblaciones locales. Ya nos hemos referido a varios términos (Capítulo VII) ideados para designar poblaciones locales, como son *demo* (Gilmour y Gregor, 1939), *natio* (Semenov-Tianshansky, 1910), y *etnos* (Vogt, 1947).

La subespecie temporal

En la discusión precedente la subespecie se ha considerado como una subdivisión de la especie en las dimensiones de longitud y latitud, es decir como unidades espaciales. Sin embargo, las especies son tan politípicas en el tiempo como en el espacio, lo que exige el reconocimiento de subespecies temporales, es decir de subespecies dentro de la dimensión tiempo de la especie multidimensional. No existe diferencia biológica entre la subespecie geográfica y la temporal.

La historia de la adopción de la categoría de subespecie en paleontología es análoga a la que hemos expuesto en neontología, excepto que se retarda por varias dificultades prácticas. En paleontología, análogamente, la variedad, unidad ambigua y puramente tipológica, se usó en un principio para designar desviaciones de la especie típica. Sin embargo, más recientemente, los paleontólogos han encontrado cada vez más cómodo aprovechar la mayor precisión que permite la terminología de subespecie. Esta terminología ayuda a impedir la inflación de la "especie" definida de modo puramente morfológico que amenaza convertir la clasificación de algunos grupos, en particular de ciertos invertebrados, en una selva impenetrable para quien no esté especializado. Las ventajas de este método han sido señaladas por Simpson (1943, 1961), Newell (1947, 1956a) y Sylvester-Bradley (1951, 1956). Su aplicación a los miembros vivos y del Terciario del género *Pecten* de bivalvos, por Fleming (1957) ayuda mucho a comprender la clasificación y evolución de este género. No parece aconsejable distinguir terminológicamente entre subespecies geográfica y temporal, debido a que suele ser totalmente imposible, cuando se encuentran diferentes subespecies de una especie fósil en diferentes localidades, determinar si son o no estrictamente contemporáneas. Incluso cuando existe una serie de subespecies en una sola localidad, no es necesariamente temporal pura. Las subespecies que se encuentra en estratos sucesivos, pueden ser de hecho razas geográficas que se sustituyen unas a otras por cambios climáticos o tectónicos.

Es fácil señalar las dificultades que se han encontrado en la aplicación del concepto de subespecie al material fósil. Además de las mencionadas para las subespecies neontológicas, existe el peligro de clasificar diferencialmente ejemplares de distintas clases de edad y de sexo, y el de la existencia de formas de habitat agenéticas. Por otra parte, organizar la multitud de morfoespecies fósiles en especies politípicas con significado biológico con continuidad en el tiempo y en el espacio, contribuirá a una mejor comprensión de las relaciones y del significado de las direcciones evolutivas. El logro de este objetivo justifica los errores circunstanciales que se cometen inevitablemente al reunir "tipos" o "muestras" morfológicos en especies politípicas. Como en las especies vivas, hay que tener siempre presente que la subespecie no es sino un recurso de clasificación.

El ecotipo

En su rebelión contra las definiciones puramente tipológicas de especie y variedad, el botánico Turesson (1922) troqueló una terminología nueva. Propuso el término *ecoespecie* (véase Capítulo XIV) para la "especie linneana" desde un punto de vista ecológico" y *ecotipo* para "el producto que surge como resultado de la respuesta de una ecoespecie a un habitat particular". Los conceptos revolucionarios de Turesson y su análisis experimental de muestras de plantas salvajes ejercieron un impacto sobre la taxonomía vegetal que no puede ponderarse lo bastante. Inspiró numerosos estudios de caracteres ecotípicos de poblaciones locales que destacaron la importancia de la naturaleza adaptativa de gran parte de la variación geográfica y que impulsaron mucho nuestra comprensión de la estructura en poblaciones de la especie. El vigoroso campo de la taxonomía experimental de las plantas surgió en gran parte de este trabajo. El método de Turesson consistió en transplantar muestras de plantas procedentes de diversas localidades dentro del margen de la especie a un ambiente uniforme de jardín o de huerta. Se seleccionaron las localidades, en conjunto, buscando su ecología notoriamente diferente, como son arrecifes marinos, bosques de tierra baja umbríos, dunas de arena y tundra alpina. Cuando los ejemplares transplantados se mantenían distintos en condiciones de cultivo idéntico se consideraba que representaban ecotipos diferentes.

El cuadro ofrecido por Turesson en su publicación principal de 1922 destacó en un grado notable el fuerte componente genético de las razas locales (que todavía se negaba en aquella época) y la variabilidad de cada población local. No se usó el término "ecotipo" en el cuerpo principal de su comunicación (págs. 211-341). En los escritos posteriores de Turesson, y aún más en los de algunos de sus continuadores, existe una interpretación tipológica creciente de los ecotipos. El hecho condujo a una serie de creencias implícitas o explícitas relativas a los ecotipos, que no se sostienen por los datos disponibles:

1) Turesson defendió posteriormente que la mayoría de las especies son mosaicos de ecotipos "discontinuamente adaptativos" (Turesson, 1936:422). Esta opinión estuvo enérgicamente determinada por su método de tomar

muestras en habitats notoriamente distintos. De hecho, en algunos casos, sus estaciones de colección distaban centenares de kilómetros. Sin embargo también recogió muestras de zonas intermedias y los resultados reforzaron su convicción de la discontinuidad de los ecotipos: "Sigo creyendo que la variación discontinua es el tipo más frecuente y que la variación continua cuando se produce sólo se da en ciertas especies de biología muy específica" (pág. 422).

Otros investigadores opusieron objeciones: "Cómo los habitats varían de modo continuo y cómo los ecotipos se producen, según la nueva teoría, por las fuerzas selectivas de factores de habitat" (Faegri, 1937), los ecotipos discontinuos resultarían imposibles por definición. De hecho, se ha encontrado una variación clinal más que discontinua en la mayoría de los casos cuando los investigadores han examinado muestras tomadas de series de poblaciones adyacentes, como hizo Gregor (1946) en *Plantago maritima* y Ehrendorfer (1953) en *Galium pumilum*. En una transición desde cieno pantanoso hasta prado fértil, se observó que la altura de la planta *Plantago* aumentaba gradualmente desde 18,5 ± 0,6 hasta 58,2 ± 1,1 cm (Gregor, 1946). De hecho tal trabajo confirma los descubrimientos hechos anteriormente por estudiosos de caracoles terrestres y de *Drosophila* según los cuales no hay dos poblaciones idénticas y existen gradientes de caracteres siempre que existan gradientes de medio.

2) En muchas presentaciones del concepto de ecotipo hay el supuesto implícito de que el fenotipo responde al medio como una unidad. Hay observaciones, sin embargo, que demuestran que diferentes caracteres del fenotipo pueden responder con independencia a varios componentes del medio y que la delimitación de un ecotipo puede depender de la elección del carácter.

3) La terminología de "ecotipo de escollera marina" y "ecotipo alpino" sugiere una unidad que no existe necesariamente. Por ejemplo al comparar poblaciones de escollos de una serie de localidades puede encontrarse que cada una de ellas posea un cierto número de caracteres "locales" peculiares, además de los caracteres ecotípicos del habitat de escollos. Hay indicios de que dos modos de origen pueden ser la causa de esta mezcla de caracteres ecotípicos y fenotípicos geográficolocales. Un tipo de ecotipo puede ser un invasor procedente de regiones distantes que ha adquirido caracteres "locales" por introgresión con las poblaciones de especies vecinas (véase luego). El otro tipo de ecotipo es un producto local de selección y comparte gran parte de su dotación genética con poblaciones vecinas fenotípicamente distintas (de diferentes habitats) de las poblaciones de que procede. Comparte con poblaciones más o menos distantes del "mismo" ecotipo sólo unos cuantos caracteres adaptativos notorios. Reunir tales poblaciones similares superficialmente y evolucionadas polifiléticamente dentro de un solo ecotipo politópico, encubre algunos de los aspectos más interesantes de la historia dinámica de la especie. En esto, el ecotipo, en cuanto concepto biológico, difiere de la subespecie.

Parece probable que la variación ecotípica sea un fenómeno sumamente variable, cuya diversidad nunca se ha clasificado convenientemente. Como amplia aproximación se pueden distinguir tres tipos de variación ecotípica en las plantas: 1) variación clinal en especies que se reproducen fuera de la población con frecuencia; 2) variación parcialmente discontinua en especies que se reproducen dentro de la población, de varios tipos de reproducción; 3) variación parcialmente discontinua en especies que se reproducen fuera, a consecuencia de contactos secundarios entre poblaciones.

El tipo 1) se estudia en el Capítulo XIII. Los ecotipos localizados parecen ser raros o faltar por completo en las especies anemófilas. El efecto del sistema de reproducción sobre la variación ecotípica (tipo 2) se estudió por Stebbins (1950). Una de las razones de que la frecuencia de la variación ecotípica sea mayor en las plantas que en los animales es la mayor frecuencia con que se produce una intensa reproducción dentro de la población en las plantas lo que favorece el desarrollo de tipos muy localizados. La discontinuidad fenotípica debida a contacto secundario (tipo 3) está bien establecida en los animales pero no se ha estudiado por extenso en las plantas excepto recientemente en conexión con la hibridación introgresiva (Heslop-Harrison, 1958). Parece que habitats especializados como las cimas montañosas o los escollos no se colonizan siempre desde habitats adyacentes sino a veces desde cimas de montañas o desde escollos más alejados. Muchos tipos de animales y plantas parecen encontrar más fácil vencer las barreras de distribución por una dispersión a larga distancia que invadir las zonas adyacentes, si tal invasión supone un desplazamiento hacia un nicho ecológico distinto. Como resultado de tal dispersión a larga distancia, dos "ecotipos" diferentes que han surgido con independencia y a considerable distancia pueden coincidir secundariamente en los bordes de sus habitats respectivos y producir un estrecho cinturón híbrido o zona de intergradación. Parece que el contacto secundario sea la interpretación más probable de la mayoría de los casos de ecotipos acusadamente discontinuos.

Ecotipo versus subespecie

Los taxonomistas de plantas que dividen las especies en ecotipos creen que esto permite una descripción más precisa y más biológica de la variación geográfica que la variación de las especies en subespecies. Desgraciadamente, como hemos visto, los ecotipos son rara vez discontinuos y rara vez bien delimitados, con frecuencia polifiléticos, y siempre llenos de variabilidad intraecotípica. El concepto de ecotipo, pues, sufre de la mis-

ma debilidad que el concepto de subespecie. Sin embargo, la situación es todavía más grave en el caso del concepto de ecotipo porque la subespecie se admite como instrumento arbitrario del taxonomista, creado meramente por conveniencia taxonómica, mientras que el ecotipo se ha establecido con el propósito preciso de eliminar la artificialidad de las categorías taxonómicas y reemplazarlas por algo con más significado biológico. Parece dudoso que el ecotipo haya conseguido este fin. Sería más prudente describir los resultados de los estudios de taxonomía experimental en términos menos rigurosos, como raza climática o raza edáfica que en términos del ecotipo con sus implicaciones tipológicas. Sin embargo, esta conclusión terminológica no priva en modo alguno de su valor al estudio de la variación ecotípica. Algunos botánicos definen la subespecie como "ecotipos morfológicamente distintos" y sugieren la existencia de una clase de "ecotipo que no se distingue morfológicamente". De hecho no conozco ni un solo ecotipo de la literatura que, además de los diversos caracteres y potencialidades fisiológicos, no esté también caracterizado por atributos morfológicos.

Para una discusión más a fondo del concepto de ecotipo y para revisar algo de la investigación ecotípica hay que consultar los escritos de Baker (1948), Clausen, Keck, Hiesey (1948), Clausen (1951), Gregor (1947), Gregor y Lang (1950), Gregor y Watson (1954), Stebbins (1950) y otros.

La raza ecológica

El estudio que acabamos de hacer del significado biológico y evolutivo del ecotipo de los botánicos nos facilitará la comprensión de los fenómenos con que se enfrenta el taxonomista animal cuando aplica el término "raza ecológica" que es la contrapartida exacta del ecotipo.

Las poblaciones locales que se han adaptado de modo particularmente notorio a un habitat local, con frecuencia se denominan "razas ecológicas". No todas las poblaciones así designadas de la literatura son razas ecológicas verdaderas; algunas se han revelado recientemente como especies gemelas, mientras que otras son modificaciones agenéticas del fenotipo (ecofenotipos, Capítulo VII). Sin embargo queda un considerable residuo de razas genuinamente ecológicas como las de aves citadas por Stresemann (1943) y Mayr (1951a). Todo ornitólogo de campo está familiarizado con estos casos. El Savanna Sparrow *(Passerculus sandwichensis)* del este de EE. UU. se encuentra en las marismas saladas costeras así como en mesetas secas del interior. El zorzal *(Agelaius phoeniceus)* normalmente vive en espadañas *(Typha)*, pero se han encontrado colonias de reproducción en campos de alfalfa e incluso en plantaciones de pinos jovenes. El zarcero de Swainson *(Limnothlypis swainsoni)* vive en cañaverales de las marisnas costeras del sur de EE. UU. pero también en los

montes Apalaches meridionales por encima de 1 000 metros en espesuras de rododendro, laurel de montaña, pinabete y de acebo americano.

La cuestión que se debate con más frecuencia con respecto a la raza ecológica es si se trata o no de una categoría distinta de la raza geográfica. Esta cuestión se contesta del modo más fácil considerando algunos casos específicos. Al hacerlo se observa que los dos tipos de fenómenos son inseparables. Por ejemplo, en los mamíferos, todas las razas ecológicas adaptadas a la lava tienen márgenes geográficos bien definidos de modo que son también razas geográficas. Subespecies enteras o partes de ellas pueden tener unas preferencias de habitat tan bien definidas que pueden denominarse correctamente tanto razas ecológicas como razas geográficas. Entre las aves, pueden citarse como ejemplo algunas razas de Song Sparrow *(Passerella melodia)*, la gaviota argéntea *Larus argentatus* y el zorzal chardo *(Turdus viscivorus)*. Otros casos se mencionaron en el Capítulo XI.

El estudio de las razas ecológicas de animales se ha descuidado inexplicablemente hasta la fecha. Las poblaciones de habitats restringidos han sido consideradas por Stein (1959) para el topo europeo *(Talpa europaea)*. Steinmann (1952) cree que los turbelarios de agua dulce tienden particularmente a variar de ecotipo y a formar poblaciones especializadas en condiciones ecológicas aberrantes (cavernas, cambios químicos o de temperatura del agua, etc.). Papi (1954) encontró una raza de agua salobre *(breviorispina)* de una especie, por lo demás de agua dulce *(Castrada infernalis)* de un turbelario rabdocelos. Sin embargo varias de las denominadas "razas" de agua salobre de gamáridos marinos han sido desenmascaradas como especies gemelas (Kinne, 1954). La variación ecotípica parece particularmente difundida entre organismos de agua dulce y ha sido descrita, no sólo entre los planarios y varios tipos de crustáceos, sino también entre los rotíferos (Pejler, 1957a).

Existe un tipo especial de variación ecotípica, la raza politópica, que no se adapta bien al cuadro expuesto. Muchas especies de plantas y de animales tienen la capacidad de ocupar varios habitats especializados y de adaptarse a ellos. El caracol con bandas *Cepaea nemoralis* puede desarrollar un tipo predominante de color en bosques húmedos de hayas (rojizo, sin bandas), en setos (con grandes bandas) y en praderas de hierba corta (amarillos, sin bandas). Sin embargo, es de suponer que exista una mayor diferencia genética total entre el tipo rojizo sin bandas de Inglaterra y el mismo tipo del sur de Francia o este de Alemania que entre los tres tipos de color diferentes del sur de Inglaterra. Ninguna terminología puede dar cuenta a la vez de estos dos sistemas independientes de variación.

Un origen repetido del mismo fenotipo se encuentra en muchos organismos de agua dulce que invaden con independencia el mismo subnicho ecológico en diferentes regiones. Según Steinmann (1952), la trucha *(Trut-*

ta fario) ha desarrollado dos razas ecológicas distintas; la trucha de los lagos y la trucha de los torrentes. Estas dos formas no están aisladas sexualmente y son perfectamente fecundas entre sí. Los tipos intermedios se dan en los ríos grandes pero son raros porque rara vez se encuentran habitats convenientes, en estas situaciones. Las diferencias entre la trucha de los torrentes y la de los lagos se recogen en la siguiente tabla:

Trucha de los torrentes	*Trucha de los lagos*
Maduración temprana (2-3 años)	Maduración tardía (5-6 años)
Estacionaria	Emigra de arroyos a lagos
Alimento pequeño	En su alimento entran peces
Desova cada año	Desova sólo una o dos veces
Crece pobremente	Buen crecimiento
Las manchas rojas del color juvenil suelen mantenerse en el color nupcial	Las manchas rojas del color juvenil suelen perderse cuando se adquiere el color plateado nupcial

La trucha de los lagos al parecer ha surgido a partir de la trucha de los torrentes, de modo independiente en muchos lugares.

Nuevo concepto de raza geográfica

Estas consideraciones pueden ayudar a terminar el conflicto en lo que respecta a la terminología de unidades infraespecíficas. Una especie no consta ni de un agregado de subespecies y variedades que pueda definirse de modo estrictamente morfológico ni tampoco de ecotipos o de razas ecológicas que pueden definirse de modo puramente ecológico. Una especie está, de hecho, compuesta de poblaciones distribuidas en el espacio y el tiempo que poseen caracteres tanto morfológicos como fisiológicos y ecológicos. Los trabajos recientes sobre variación geográfica han exigido reinterpretar la raza geográfica como una respuesta genético-fisiológica a un medio local. No hay ninguna antítesis entre raza geográfica y raza ecológica (o ecotipo) dado que no se conoce ninguna raza geográfica que no sea a la vez raza ecológica; tampoco existe ninguna raza ecológica que no sea a la vez, por lo menos, raza microgeográfica. La terminología dual se basa principalmente en la observación de las grandes diferencias en el tamaño de la región geográfica ocupada por poblaciones que se distinguen fenotípicamente. En las plantas, con su fuerte adaptación a las condiciones locales y con mecanismos de reproducción dentro de la población bien desarrollados, existe una tendencia a desarrollar razas microgeográficas con características ecotípicas fuertes, los "ecotipos". En los animales, en particular en los de sangre caliente con mucha homeostasis de desarrollo y gran emancipación del medio, existe una tendencia a que no se exprese en el fenotipo visible la variación localizada genético-fisiológica y a que se produzca una considerable uniformidad fenotípica en una región amplia, esto es "razas geográficas". El hecho de que las razas geográficas posean características fisiológico-ecológicas, se conoce de antiguo por los zoólogos como consecuencia del trabajo de Gloger (1833), Bergmann (1847) y Allen (1877). Es una de las razones por las que no puede desarrollarse nunca en geología dualismo entre una nomenclatura ecológica y una nomenclatura morfotaxonómica de las categorías infraespecíficas, como se ha producido entre las terminologías botánicas de Linneo y de Turesson.

¿Es necesario una terminología dual?

La especie y las categorías subespecíficas tienen poco significado evolutivo y biológico si se definen tipológica y morfológicamente. El hecho ha inducido a muchos autores, a partir de Turesson (1922), a proponer terminologías duales, una para fines taxonómicos y otra para fines evolutivos. Gilmour y Heslop-Harrison (1954), han intentado recientemente introducir una terminología completamente nueva para las unidades del cambio microevolutivo basada en el término "demo". Desgraciadamente su definición de demo, "para denotar todo grupo de individuos de un taxon especificado", es tan vago que podría aplicarse del mismo modo a todos los miembros del taxon Mammalia o incluso Animalia, lo que priva a su complicado sistema de toda base significativa. Sus dificultades proceden en parte de una creencia aparente en la arbitrariedad del concepto de especie y en la necesidad de sustituirla por algo "mejor". Además, estos autores intentan definir los demos en términos de individuos, en lugar de aceptar el hecho de que, en especies que se reproducen sexualmente, todas las entidades discernibles están compuestas de poblaciones locales. La especie biológica se denomina gamodemo y se define como un demo "compuesto de individuos situados espacial y temporalmente de tal modo que, dentro de los límites del sistema de reproducción, pueden cruzarse entre ellos". Como los individuos de muchas especies "pueden cruzarse" con individuos de otras especies, aunque las poblaciones a las que pertenecen permanezcan "reproductivamente aisladas", es evidente que esta definición no es un paso adelante.

Tal vez no sea mera coincidencia que casi todas las propuestas de terminología dual procedan de botánicos, si se considera que la tradición de una definición morfológica de las categorías taxonómicas parece haber sido mucho más fuerte en botánica que en zoología. En cuanto a mí, como zoólogo, no se me impone la necesidad de un dualismo terminológico. El término "especie" es tan apropiado en estudios puramente taxonómicos como evolutivos de los animales. En cuanto al nivel infraespecífico es inevitable un dualismo ligero pero sin necesidad de una termino-

logía nueva complicada. La aplicación de la palabra "subespecie" es mejor restringirla a la taxonomía, y usar términos como "demo", "raza", "ínsula geográfica" y "clino" en el campo de la biología evolutiva. Finalmente, términos como "variedad" y "raza biológica" han constituido tales cajones de sastre para fenómenos heterogéneos, que sería mejor descartarlos redondamente.

Resumen

En los animales, como en las plantas, se han seleccionado poblaciones locales por la adaptación a medios específicos en los que viven. Por este motivo, todas las razas son tanto geográficas como ecológicas. La diferencia principal entre las plantas y los animales superiores es la cantidad de su dependencia directa del medio y la expresión fenotípica de la adaptación fisiológica local. En un extremo se encuentran las aves de sangre caliente, sumamente movibles y sumamente independientes del efecto directo del medio. En el otro extremo se encuentran ciertas especies de plantas y los invertebrados sedentarios que dependen mucho de su sustrato y que manifiestan plenamente esta dependencia en su fenotipo. Los dos extremos tienen diferencias de grado y están enlazados por un espectro completo de condiciones intermedias.

Capítulo XIII

LA ESTRUCTURA EN POBLACIONES DE LA ESPECIE

Para simplificar, el taxonomista divide la especie de un modo tipológico. Implica en su catálogo de especies, que las subespecies y ecotipos, en que divide sus especies, están bien definidos, distribuidos de modo más o menos uniforme sobre áreas extensas y están separados de otras unidades similares por zonas de intergradación escarpadas y estrechas. Cada vez resulta más claro que este cuadro tipológico simplificado de la estructura de la especie es la excepción y no la regla.

Se requiere un modo de abordar el problema muy distinto, basado en la estructura en poblaciones de la especie, para estudiar la variación interna de la especie desde un punto de vista ecológico y evolutivo. Este nuevo modo investiga el grado de diferencia entre poblacions vecinas, la presencia o ausencia de discontinuidades entre poblaciones y las características de las poblaciones que son intermedias entre poblaciones fenotípicamente distintas. Constituye un modo de estudiar el problema objetivo, porque no intenta forzar las poblaciones naturales dentro de una estructura preconcebida de unidades o términos artificiales, taxonómicos o ecológicos. Un nuevo cuadro de la estructura en poblaciones de la especie surge de este nuevo enfoque. Muestra que todas las poblaciones de una especie están implicadas en uno (o varios) de los siguientes tres elementos estructurales de la especie: 1) series de poblaciones contiguas que cambian gradualmente *(variación clinal)*; 2) poblaciones que están separadas geográficamente del cuerpo principal del margen de la especie (ínsulas geográficas); 3) cinturones bastante estrechos que con frecuencia muestran un brusco aumento de variabilidad *(cinturones híbridos)*, bordeados, por una y otra parte, por grupos estables y bastante uniformes de poblaciones o subespecies.

Casi toda especie bien estudiada, excepto algunas que por una u otra razón son monotípicas, muestran varios de estos elementos. Se discutirán en las siguientes secciones. La única tentativa de analizar las especies de toda una fauna respecto a estos elementos estructurales es la de Keast

(1961) para la avifauna australiana. Los ricos descubrimientos de este estudio demuestran el extraordinario valor de este tipo de análisis.

VARIACIÓN CLINAL

Si las poblaciones vecinas de una especie se comparan entre sí, se suele observar que difieren de un modo ligero o notorio en una serie de características. Además, cuando seguimos un carácter a través de una serie de poblaciones contiguas, los cambios suelen mostrar una progresión regular. Tales progresiones regulares de caracteres se han discutido en el Capítulo XI, al tratar de las reglas ecogeográficas como índices del ajuste de poblaciones a condiciones locales. Huxley (1939, 1942) ha propuesto el término de clino para tal gradiente de carácter. El estudio de la variación geográfica ha revelado que, en gran parte, es clinal.

Existen tres razones principales para que se produzca el modo clinal de variación geográfica. El primero es que los factores selectivos ambientales mismos (como el clima) varían a lo largo de gradientes y, en consecuencia, lo hacen también los caracteres fenotípicos que respondan a esta selección. Sólo existen contados caracteres del medio, como el color del suelo y otras propiedades del sustrato, que puedan cambiar bruscamente. La segunda razón para que se produzca una variación gradual es que el flujo de genes entre poblaciones adyacentes tiende a suavizar todas las diferencias existentes. La potencia de tal flujo de genes destaca particularmente cuando se vierte a través de barreras naturales (Galbraith, 1956), o cuando tiende a establecer una discrepancia entre el color de la población y el color de sus sustratos (Blair, 1947). La cantidad de intercambio de genes entre poblaciones suele menospreciarse en el análisis de la variación continua. Fnalmente, el efecto retardador de la homeostasis de desarrollo tiende a ocultar las diferencias genéticas entre poblaciones coespecíficas, en particular, entre las que se produce un intercambio activo de genes.

Los clinos son, en último término, el producto de dos fuerzas contrarias: la selección que tiende a adaptar cada población exclusivamente a su medio local y el flujo de genes que tiende a hacer idénticas todas las poblaciones de una especie. Esta fuerza cohesiva del flujo de genes da unidad fisiológica a una especie pero aumenta la necesidad de ajustes a las condiciones locales. Este compromiso entre la fisiología "típica" de la especie dada y las necesidades de los medios locales, resulta cada vez más difícil a medida que se acerca a la periferia del margen de la especie, y, en último término, es responsable del fenómeno del borde de la especie, que la especie no puede pasar.

Haldane (1948) y Fisher (1950) han estudiado algunos de los aspectos genéticos y biométricos de los clinos.

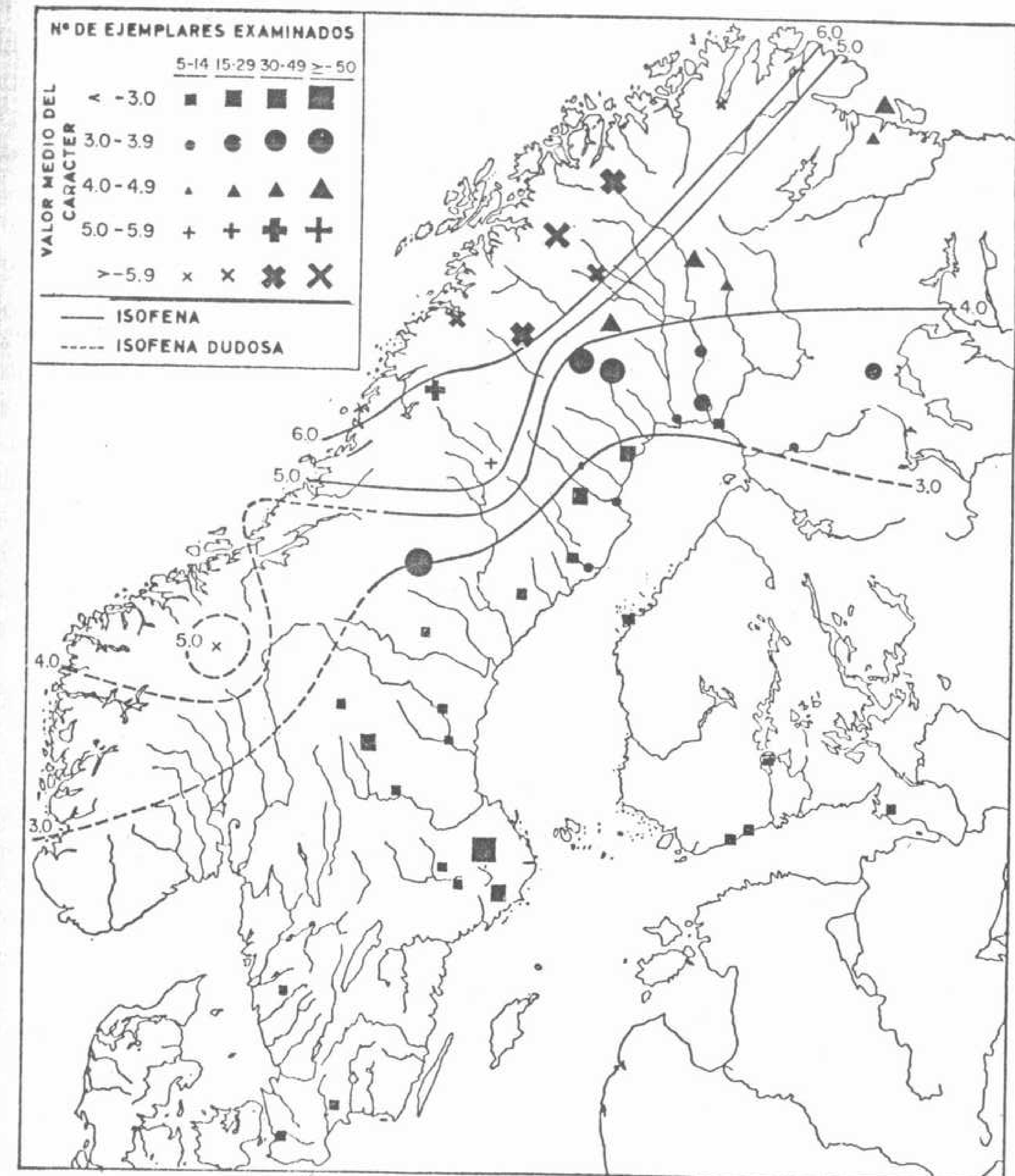


FIG. XIII-1. Gradiente de carácter relativo a la pigmentación de la cara superior del ala en hembras de *Pieris napi* procedentes de Fenoescandia. Los valores más oscuros se dan en el noroeste. El tamaño del símbolo indica el tamaño de la muestra. (Según Petersen, 1947a.)

Los clinos están muy difundidos y se producen en la mayoría de las especies continentales, si no en todas ellas. Esto, tal vez, sea lo que cabría esperar, dado que factores climáticos, como son la temperatura, la precipitación de lluvia, la evaporación, el número de días de helada o nieve, etc. muestran gradientes regulares (Huxley, 1942). En los drongos de la

familia Dicruridae, Mayr y Vaurie (1948) encontraron clinos en todas las especies que varíen geográficamente. Uno de los análisis más finos de clinos en un grupo de animales es el efectuado por Petersen (1947) sobre las mariposas fenoscandianas (Fig. XIII-1). Analizó en 16 especies la variación geográfica de 59 caracteres y encontró que 29 (aproximadamente el 50 por ciento) variaba de modo clinal. Las seis especies que no muestran ningún clino son, en parte, migratorias. En las otras 10 especies el 79 por ciento de los caracteres examinados variaba clinalmente. Hubbell (1956) ha citado otros casos de clinos en insectos.

Clinos e isofenas. Debe distinguirse claramente entre clinos e isofenas. Un clino es el perfil total desde un extremo del carácter al otro. Los clinos cuando se señalan en un mapa se cruzan perpendicularmente por isofenas que son las líneas de igual expresión de un carácter. Por ejemplo, en el caso mencionado del drongo, el clino del tamaño va desde la población de tamaño máximo de los individuos al sur del Himalaya a las poblaciones de tamaño mínimo en Ceilán y en la península Malaya. Este clino norte-sur está cruzado por las isofenas, líneas que unen todas las poblaciones con el mismo fenotipo, por ejemplo todas aquellas cuya longitud media de ala es de 180 mm.

El tamaño, el color o cualquier otro tipo de carácter morfológico y fisiológico puede variar clinalmente. Huxley (1942:206-227) ha recogido una lista de tales caracteres. El clino para cada carácter es teóricamente independiente de los otros. Sin embargo, con frecuencia existe una correlación bastante estrecha entre varios caracteres como, por ejemplo, cuando el tamaño general del cuerpo en un vertebrado de sangre caliente se observa que aumenta hacia el norte y el hecho se traduce en un cambio de proporciones y en otros caracteres correlacionados. En otros casos existe una considerable independencia entre los gradientes de carácter. Por ejemplo, casi todas las aves australianas con variación de tamaño disminuyen de tamaño desde Tasmania hacia el norte hasta los estrechos de Torres a lo largo de un clino regular, siguiendo la regla de Bergmann. Sin embargo, la intensidad de color cambia a lo largo de un clino muy diferente que va desde la periferia, más húmeda, de Australia hasta el interior, más árido.

El término "clino" se refiere a un carácter específico, como el tamaño o el color, no a una población. Una población puede pertenecer a tantos clinos diferentes como caracteres variables posea. La independencia potencial de diferentes gradientes de carácter hace que el clino sea inutilizable como categoría taxonómica (Sibley, 1954b; Hubbell, 1954). Una concordancia de clinos para diferentes caracteres sólo suele encontrarse normalmente donde los márgenes sean esencialmente longitudinales y donde los diversos gradientes ambientales (por ejemplo, temperatura y humedad) corran, por azar, más o menos paralelamente.

Los gradientes de carácter rara vez son regulares. Zonas con perfiles suaves pueden alternar con zonas en que los clinos sean muy bruscos. Tales clinos se han comparado con "rampas con peldaños". Las razones de estos peldaños deben determinarse por separado en cada caso, pero, dado que muchos de ellos se deben al contacto secundario de poblaciones previamente aisladas, el fenómeno se estudiará en su conjunto bajo el epígrafe "Zonas de intergradación".

Los clinos designan direcciones de variación. Sin embargo un análisis más detallado muestra que los clinos son mucho menos regulares de lo que generalmente se supone. En un estudio del ratón de playa *Peromyscus polionotus*, Hayne (1950) observa que existe un gradiente definido desde las playas claras a los suelos oscuros del interior, pero que el clino no corre de modo exactamente paralelo ni al cambio del color del suelo ni a la distancia de la playa. Ejemplares recogidos en Crystal Lake son más pálidos y los de Seminole Hills más oscuros de lo que cabría esperar de su situación sobre el gradiente geográfico. Irregularidades semejantes se aprecian también en los mapas publicados por Petersen de clinos de mariposas suecas. Hay dos posibles interpretaciones de estas irregularidades. O bien reflejan las irregularidades de los gradientes ambientales, o son subproductos fenotípicos incidentales y no predecibles de respuestas selectivas locales del genotipo. No se sabe la frecuencia con que se dan tales irregularidades debido a que análisis cuidadosos de clinos sólo se han hecho en muy contadas especies (Womble, 1951).

Tipos de clinos. Huxley (1939) propuso una serie de prefijos para denotar diferentes tipos de clinos, como son "ecoclino", "genoclino" (gradiente de genes), "geoclino" (tendencia geográfica), y otros. De hecho todos los clinos son simultáneamente ecoclinos, genoclinos y geoclinos y distinguir estos tres tipos de gradientes no parece conveniente. Un término especial "cronoclino" puede servir para denotar los gradientes de carácter en el tiempo geológico. La velocidad y la dirección de cambio en los cronoclinos puede diferir para diversos caracteres.

Un problema especial de interpretación surge cuando un clino se desarrolla a lo ancho de un cinturón de hibridación alopátrida. El problema es determinar hasta qué grado el clino refleja selección por los respectivos medios y hasta qué grado refleja intercambio de genes con la población con la que ha establecido contacto reciente. En el caso de las aves del paraíso del este de Nueva Guinea (*Paradisaea apoda*), donde existe un clino entre aves con flancos rojos y con dorso negro en el sur y aves con flancos anaranjados y dorso amarillo en el norte (Fig. XIII-2), parece muy probable que esté implicada una introgresión con *Paradisaea minor*, caracterizada por una capacidad fuertemente diferencial de genes introgresivos que invaden el margen de *Paradisaea apoda*.

En muchos otros casos, análogamente, el flujo de genes parece respon-

sable del mantenimiento de clinos en mayor grado que los gradientes ambientales. La importancia del flujo de genes puede demostrarse del mejor modo estudiando poblaciones aisladas adyacentes a poblaciones continuas y situadas sobre los mismos gradientes ambientales. Tales estudios muestran que la variación de poblaciones verdaderamente aisladas

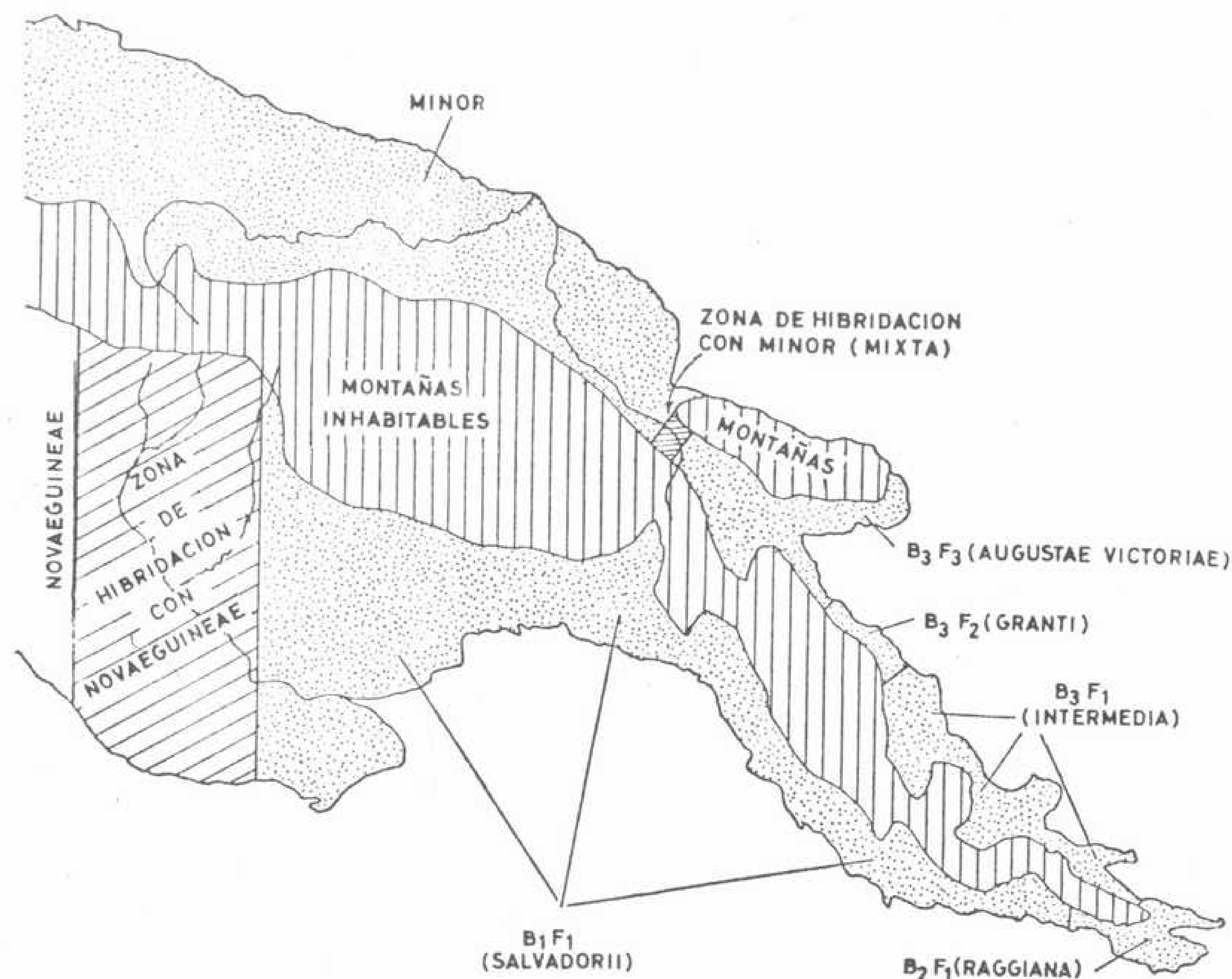


FIG. XIII-2. Variación independiente de dos caracteres en *Paradisaea apoda* de Nueva Guinea. Un clino que es independiente de gradientes ambientales. *B*, coloración del dorso: B1, enteramente pardo negro; B2, en la parte superior, amarillo, y en la parte inferior, pardo; B3, todo el dorso amarillo. F, coloración de las plumas (plumas de los costados): F1, plumas rojas; F2, plumas rojo anaranjadas; F3, plumas anaranjadas. El rayado en diagonal indica zonas de hibridación. (Según Mayr, 1940a.)

es impredecible y con frecuencia notablemente independiente de los clinos que se encuentran en las poblaciones continuas adyacentes (Mayr, 1954a). El efecto cohesivo del flujo de genes parece sumamente potente. Así se aprecia donde exista un ligero "derrame" de genes a través de una barrera geográfica, como cuando diferentes grupos de subespecies se ponen en íntima proximidad en islas adyacentes (por ejemplo, *Pachycephala pectoralis*, Galbraith, 1956), o a través de barreras sobre continentes (por ejemplo, *Lophophaps plumifera*, Mayr, 1951b).

Suele ser difícil de precisar el grado en que el gradiente de un carácter se debe al flujo de genes o a un gradiente del medio. Los clinos en las frecuencias de grupos sanguíneos humanos que en un principio se atribuían totalmente al flujo de genes, es posible que tengan un componente sustancial selectivo. La hipótesis de trabajo de que la presencia de un clino indica un factor selectivo del medio que varía geográficamente ha resultado muy fecunda. Indujo a Mayr (1945) a postular que cada ordenación de genes de *Drosophila pseudoobscura* tiene un valor selectivo definido en una localidad dada, en vez de tratarse de una pauta de distribución debida a un accidente histórico, como en un principio postuló Epling (1944). Ulterior labor de Dobzhansky (resumida en 1951) ha demostrado la corrección de la hipótesis de la selección. Casi todos los restantes casos de polimorfismo equilibrado muestran una distribución clinal de frecuencias (por ejemplo, Mayr y Stresemann, 1950).

ÍNSULAS GEOGRÁFICAS

La división tipológica de especies en subespecies no da ninguna información sobre la relación de las poblaciones entre sí. No indica si una especie constituye parte de un clino o si está completamente aislada por barreras geográficas lo que, sin embargo, tiene una influencia decisiva sobre su potencial evolutivo. Huxley (1942:210) ha denominado a las subespecies aisladas, "independientes", y a las que intercambian libremente genes con otras poblaciones coespecíficas, "dependientes". Más informativo que esta aproximación taxonómica, cuando se trata de los aspectos evolutivos de las poblaciones infraespecíficas, es distinguir entre poblaciones contiguas con variación clinal e "ínsulas geográficas". El sustantivo "ínsula" * se ha utilizado en la literatura biológica con diferentes sentidos. En antropología y en genética humana se suele aplicar a los habitantes de una región parcialmente aislada y, más ampliamente, a lo que los naturalistas denominarían una población local y habitualmente sólo muy incompletamente aislada. En la discusión que inicio defino "ínsula geográfica" como "una población, o grupo de poblaciones, que está impedida por una barrera extrínseca de intercambiar libremente genes con otras poblaciones de la especie". La característica esencial de la ínsula geográfica es que está separada del resto de la especie por una discontinuidad. El grado de discontinuidad depende de la eficacia de la barrera extrínseca. El aislamiento nunca es completo, puesto que una cierta cantidad de flujo de genes alcanza incluso a una isla oceánica (de no ser así no habría podido colonizarse originalmente). La construcción de mapas de márgenes preci-

* Traduzco *isolate* (del it. *isola*, del l. *insula*) por ínsula. *(Nota del traductor.)*

sos descubre que, virtualmente, toda especie contiene algunas ínsulas, particularmente cerca de la periferia del margen de la especie. Siempre que condiciones geográficas o ecológicas producen una pauta de distribución insular, la frecuencia de ínsulas crece bruscamente. Así sucede no sólo en las islas oceánicas, sino también en todos los tipos de islas ecológicas, sean montañas, manchas de bosque en las praderas, o lagos y ríos. Kinsey (1937) y Mayr (1942) han estudiado los aspectos distributivo y variacional de esta pauta de distribución insular. La frecuencia de ínsulas dentro de una especie depende de la estructura del medio y de las facilidades de dispersión de la especie. Es bien sabido entre los taxonomistas que la especie puede mostrar gran uniformidad fenotípica en amplias regiones en las que el margen de la especie sea continuo o, por el contrario, una producción asombrosa de ínsulas donde haya factores convenientes. Los lagartos continentales suelen presentar pocas razas geográficas no muy diferentes; la misma especie, en un archipiélago, puede romperse en docenas de ínsulas su[illegible]mamente diferentes (Mertens, 1934). El grupo de *Lacerta muralis* sólo tiene tres [illegible] razas por toda la vasta área de la península Ibérica. Sin embargo, ha desarrolla[illegible]do más de 50 razas distintas en los pequeños islotes que rodean las islas principa[illegible]les de las Baleares y Pitusas (Eisentraut, 1949; Buchholz, 1954). Una comparación [illegible] de los márgenes continuos del *Bombus* de zona templada (Reining, 1939) [illegible] o de los planarios (por ejemplo, *Dugesia*, Benazzi, 1949) con las poblaciones mediterráneas aisladas descubre el mismo fenómeno. La simple formación de mapas no basta para establecer la existencia de ínsulas debido a que las especies distribuidas en alguna discontinuidad presentan un intercambio libre de individuos entre especies adyacentes que no pueden considerarse ínsulas. Los mapas a gran escala que suelen encontrarse en la literatura taxonómica y biogeográfica conducen, hablando estrictamente, a error porque ellos dan razas geográficas como continuidades, aunque las especies suelen estar compuestas de colonias aisladas.

Sin embargo, hasta hoy sabemos poco acerca de la frecuencia de ínsulas genuinas en varios grupos de animales. Es de sentir, considerando la gran importancia potencial de las ínsulas para la especiación. El número mínimo de ínsulas, de varios grupos bien analizados de aves, se recoge en la Tabla XVI-2. Keast (1961) ha encontrado que 425 especies de aves australianas han desarrollado 211-226 ínsulas morfológicamente diferenciadas. Hay, pues, una amplia especiación incipiente, incluso en esta región continental. El número de ínsulas en una área insular equivalente es, aproximadamente cinco veces mayor.

Las ínsulas geográficas pueden producirse por todo el margen de una especie, donde quiera que existan barreras, pero se encuentran con más frecuencia en la periferia. Los taxonomistas han prestado atención a la importancia de estas ínsulas periféricas y han señalado repetidamente que

las desviaciones principales del "tipo" de una especie se producen de preferencia en tales poblaciones (Lorkovic, 1943; Mayr y Vaurie, 1948; Zimmermann, 1950; Mayr, 1951a, 1954a). Las ínsulas periféricas tienen otras dos características más casi universales. Suelen tener relativamente poca área y escasa población absoluta. Difieren del cuerpo principal de la población de la especie y unas de otras en numerosos caracteres, con frecuencia únicos y a veces acusados, morfológicos, fisiológicos y de conducta. Para un mayor estudio de las ínsulas periféricas, véase el Capítulo XVII.

Las ínsulas geográficas tienen tres posibles destinos (que se discutirán con más detalle en el Capítulo XVI). Pueden llegar a constituir especies separadas, extinguirse, o restablecer contacto con el cuerpo principal de la especie, formando una zona secundaria de contacto. El estado taxonómico y el grado de diferencia fenotípica de las ínsulas depende de la duración del aislamiento y de otros factores. Algunos son completamente indistinguibles del resto de la población de la especie; algunos difieren lo suficiente para ser considerados como subespecies distintas; y algunos, finalmente, están en la línea fronteriza entre los estados de subespecie y de especie. El mero aislamiento geográfico de una población en una montaña o en una isla, en un lago o en una cueva no basta para establecer la existencia de "aislamiento en la reproducción". Se requieren pruebas que lo confirmen, como se expone en la literatura taxonómica (por ejemplo, Mayr, Linsley y Usinger, 1953), para inferir el estado taxonómico de ínsulas geográficas fenotípicamente distintas.

Zonas de intergradación

El tercer fenómeno, además de los clinos e ínsulas que caracteriza la estructura de la población de la mayoría de las especies, es la existencia de zonas de contacto entre poblaciones fenotípicamente distintas. La terminología, clasificación, e interpretación de tales cinturones han sido desde antiguo causa de desacuerdo. Los taxonomistas los denominan, con frecuencia, "bordes de subespecies", a causa de las subespecies extensas y relativamente uniformes que con frecuencia se encuentran en tales cinturones. Sin embargo no hay congruencia entre los dos fenómenos. Algunas subespecies se intergradan imperceptiblemente a lo largo de un clino, mientras que, en cambio, a veces se observan peldaños manifiestos en clinos dentro de una subespecie, que separan poblaciones que no son lo bastante distintas para considerarse subespecies. Parece probable que estas zonas de contacto correspondan a dos fenómenos que, desde el punto de vista evolutivo, son bastante diferentes (Mayr, 1942:99):

La *intergradación primaria* existe si la pendiente del perfil se desarrolla gradualmente y se produce estando todas las poblaciones implicadas en contacto continuo.

La *intergradación secundaria* se refiere a casos en los que las dos unidades ahora conectadas por un gradiente de carácter de perfil escarpado, estuvieron separadas completamente en tiempos y ahora han vuelto a entrar en contacto después de haber surgido algunas diferencias.

Los casos de intergradación primaria se consideraban debidos a un cambio correspondiente en las condiciones ambientales, en tanto que las zonas de intergradación secundarias son cinturones híbridos entre poblaciones que han llegado a diferenciarse durante el período precedente de aislamiento. Voipio en una serie de comunicaciones llenas de contenido (1950, 1952a,b) ha señalado algunos de los problemas sin resolver respecto a las zonas de intergradación: ¿La clasificación es exhaustiva o ha omitido otras posibilidades? ¿Cómo deben clasificarse los desplazamientos de poblaciones, que resultan de la expansión de oportunidades ecológicas, que pueden poner las poblaciones de modo secundario en contacto a lo largo de los bordes del habitat? ¿Puede una zona de intergradación clasificarse siempre como primaria o secundaria simplemente por el mero estudio de los fenotipos de las poblaciones respectivas? ¿En qué condiciones la variabilidad individual aumenta en una zona de intergradación y qué significa esto? La exposición que sigue se esfuerza en arrojar alguna luz sobre estas cuestiones.

Hibridación alopátrida

El cruzamiento de dos poblaciones previamente aisladas en una zona de contacto se ha denominado hibridación alopátrida (Mayr, 1942). Esta terminología presenta la debilidad de toda aplicación del término "hibridación" al cruzamiento de individuos que pertenecen a la misma especie, por diferentes que sean sus fenotipos. A veces es más prudente utilizar el término más neutro de *intergradación secundaria* en los casos en que las poblaciones que se cruzan no han alcanzado el nivel de especie. Algunos autores extienden el término de "hibridación" a todo flujo de genes de población a población y, llevando esta terminología a un extremo absurdo pero consecuente, consideran toda población, como población híbrida. Esta terminología lleva a Lotsy a considerar un *híbrido* a todo individuo en una especie que se reproduzca sexualmente. El término "hibridación" pierde toda su utilidad si se aplica de este modo indiscriminado.

Un caso bien analizado y cuidadosamente descrito de hibridación alopátrida es el de la corneja negra y la corneja cenicienta (*Corvus corone* y *C. cornix*; Meise, 1928a). Todas las cornejas negras, totalmente de este color, habitan el occidente de Europa en tanto que la corneja cenicienta, gris con cabeza, alas y cola negras, habita el este de Europa y gran parte de la región mediterránea. Las dos formas entran en contacto en una zona estrecha que se inicia en Escocia, se extiende por Dinamarca, centro de

Alemania, Austria y las laderas de los Alpes y alcanza el Mediterráneo cerca de Génova (Fig. XIII-3).

El emparejamiento dentro del cinturón híbrido parece verificarse al azar y existe toda combinación concebible de los caracteres parentales así como todos los grados de formas intermedias. Fuera del cinturón híbrido en ocasiones se encuentran aves que no parecen ser completamente "puras",

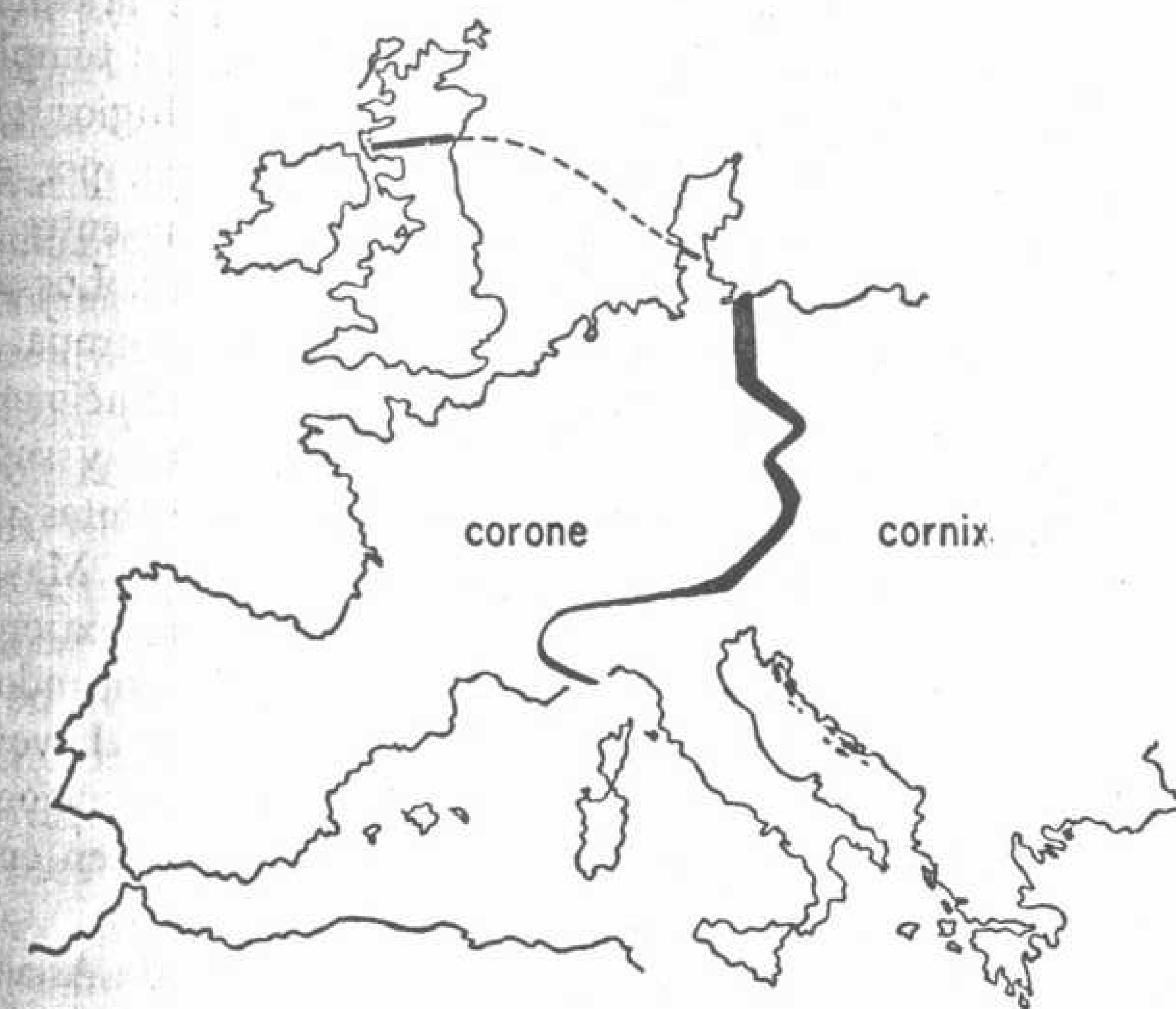


Fig. XIII-3. Curso de la zona híbrida entre la corneja negra (*Corvus c. corone*) y la corneja cenicienta (*Corvus c. cornix*) en Europa occidental. Nótese la relativa estrechez y la anchura desigual de la zona. (Según Meise, 1928a.)

por ejemplo una corneja negra con algunos caracteres de cenicienta, o viceversa, pero en conjunto los efectos visibles de la hibridación parecen bastante localizados.

Las poblaciones que se encuentran en zonas de integradación secundaria pueden mostrar todos los grados de diferencia. Varían desde los que son tan distintos morfológicamente como especies genuinas (como sucede en las cornejas) hasta poblaciones que sólo pueden distinguirse por ensayos biométricos o genéticos. Sólo los casos más notorios suelen registrarse en la literatura taxonómica y evolutiva, con lo que es difícil determinar la frecuencia relativa de zonas de intergradación secundaria en las distintas especies. En vista de las numerosas discontinuidades en los márgenes de la mayoría de las especies y de los interminables cambios en el medio, cabría esperar una elevada frecuencia de fusiones entre poblaciones previamente aisladas. Todas las pruebas disponibles indican

que, de hecho, las zonas de intergradación secundaria están muy difundidas y son muy frecuentes. Incluso los casos más espectaculares de hibridación alopátrida entre formas muy diferentes (incluyendo las semiespecies) son notablemente frecuentes.

Casos de hibridación alopátrida. La hibridación alopátrida suele resultar de la expansión de ínsulas a causa del cambio de las condiciones ambientales. Se produce, con especial frecuencia, después de períodos de cambio climático, como el final de la época Pleistocena. Durante la culminación de la glaciación, los márgenes de muchas especies de zonas templadas se contrajeron formando pequeñas bolsas, denominadas refugios glaciales, que persistieron al sur del área de glaciación. En Europa, por ejemplo, los casquetes de hielo alpinos y nórdicos se aproximaron entre sí unos 500 km, separados por estepas barridas por vientos helados. Los animales de los bosques se retiraron hacia el sudoeste y sudeste de Europa. Cuando las condiciones mejoraron, al fin de la glaciación, y las poblaciones de los refugios se dilataron hacia el norte, las ínsulas al sudoeste y sudeste de Europa, en muchos casos se habían hecho lo bastante distintas para formar zonas híbridas en Europa central (Meise, 1928b, 1936a; Mayr, 1942). Casos similares al de las cornejas se han encontrado en Europa en los trepadores azules *(Sitta europaea)*, los mitos *(Aegithalos)*, los alcaudones reales *(Lanius excubitor)* (Salomonsen, 1949), y las lavanderas boyeras *(Motacilla flava)* (Sammalisto, 1956; Schwarz, 1956), para mencionar unos cuantos ejemplos de aves. Cinturones similares híbridos existen en Europa central en mamíferos, anfibios e invertebrados.

Un cinturón correspondientemente grande va a través de Asia desde el Irán y el norte de Turquestán hasta la tundra de Siberia (Meise, 1928a,b; Johansen (1955). Rand (1948) ha postulado que numerosas zonas híbridas de aves norteamericanas pueden deber sus orígenes a la expansión post-pleistocena de las poblaciones que anteriormente habían estado aislados en refugios glaciales. Las cornejas *(Quiscalus)* (Huntington, 1952), los picos *(Colaptes)* (Short, inédito) juncos *(Junco)*, gallos de monte *(Bonasa)*, pinzones *(Pipilo,)* chingolos moñiblancos *(Zonotrichia)*, arrendajos del Canadá *(Perisoreus)*, mosquiteros *(Dendroica coronata)* son algunos ejemplos de aves que vienen rápidamente al pensamiento. Suelen implicarse dos series de refugios: las diversas cordilleras montañosas, como los montes Apalaches, los Black Hills, las Montañas Rocosas y las cordilleras de la costa del Pacífico para las formas más septentrionales y Florida, Texas y el sur de California para las formas más meridionales. Hay pruebas tomadas de otros muchos grupos de animales, de que se deben zonas de hibridación a la expansión de refugios glaciales (Deevey, 1949; Blair, 1951). Sin embargo, en ningún caso todo un grupo de animales se ha analizado sistemáticamente con el fin de separar áreas de hibridación relacionadas con la temperatura post-glacial a partir de las viejas zonas de contacto

que fueran el resultado de cambios en la precipitación pluvial, bien durante los períodos interglaciales áridos, o antes de la Pleistocena (Mayr, 1951a).

Una elevación del nivel del mar puede conducir al aislamiento de poblaciones sobre islas temporales y un ulterior descenso desembocar en una reunión secundaria. Algunos cinturones híbridos en el norte de Florida parecen deberse a la unión de la Florida insular de la Pleistocena al continente norteamericano (por ejemplo, Dickinson, 1952, Hubbell, 1956).

La mayoría de las áreas híbridas en la zona templada son el resultado de la fusión de poblaciones que se propagan hacia el interior de áreas dejadas vacías por la retirada de hielo. En otros casos el hecho se debe a desplazamientos de las zonas de vegetación, causadas indirectamente por cambios climáticos. La hibridación reciente en las llanuras norteamericanas en los géneros aviares *Colaptes, Icterus, Passerina, Pipilo* y *Pheucticus* (Sibley, 1959, 1961), se debe, en parte, a la plantación de árboles que facilitan avenidas de contacto a través de praderas antes en general exentas de árboles. En lo que respecta a las regiones tropical y subtropical, la alternación entre períodos áridos y húmedos constituye, con seguridad, la causa principal de la separación y la eventual reunión de las ínsulas. Por ejemplo, en Australia la mayoría de las aves de regiones forestales se apretujaron en cierto número de refugios costeros, durante un período de sequía que se verificó hace entre 4 000 y 20 000 años (Gentilli, 1949; Mayr, 1950d). La distribución y variación actual de los *Neositta* indica que este grupo de especies encontró uno de tales refugios en el sudoeste de Australia, otro en el nordeste de Australia, otro en el norte de Queensland, y dos o tres en el este de Australia entre el sur de Queensland y Victoria. Al aumentar la precipitación de lluvia al final del período seco, comenzaron de nuevo a extenderse los árboles y las aves de este género, lo que se tradujo en un contacto secundario de las ínsulas anteriores. Actualmente existen cinco o seis zonas de hibridación (Fig. XIII-4). Keast (1961) ha dado un tratamiento detallado de las zonas híbridas en las aves australianas. Los desplazamientos en la distribución de sabanas y de bosques que resultan de cambios en la cantidad de lluvias o de la desforestación provocada por el hombre, son sin duda la causa de otros casos bien conocidos de hibridación en los trópicos, como son el de los faisanes plateados *(Lophura)* (Delacour, 1949) y los de varias especies de aves de Nueva Guinea (Meisen, 1928b; Mayr, 1942) incluyendo la astrapia de cola encintada *(Astrapia mayeri)* y la astrapia de la princesa Estefanía *(A. stephaniae)* (Mayr y Gilliard, 1952a). La hibridación entre los diversos grupos de especies y subespecies en el género *Paradisaea* constituye otro ejemplo (Mayr, 1942); otros ejemplos se han observado en África y en América del Sur.

Habitualmente los cinturones híbridos sólo se producen cuando el contacto secundario se establece a lo largo de un amplio frente. En animales

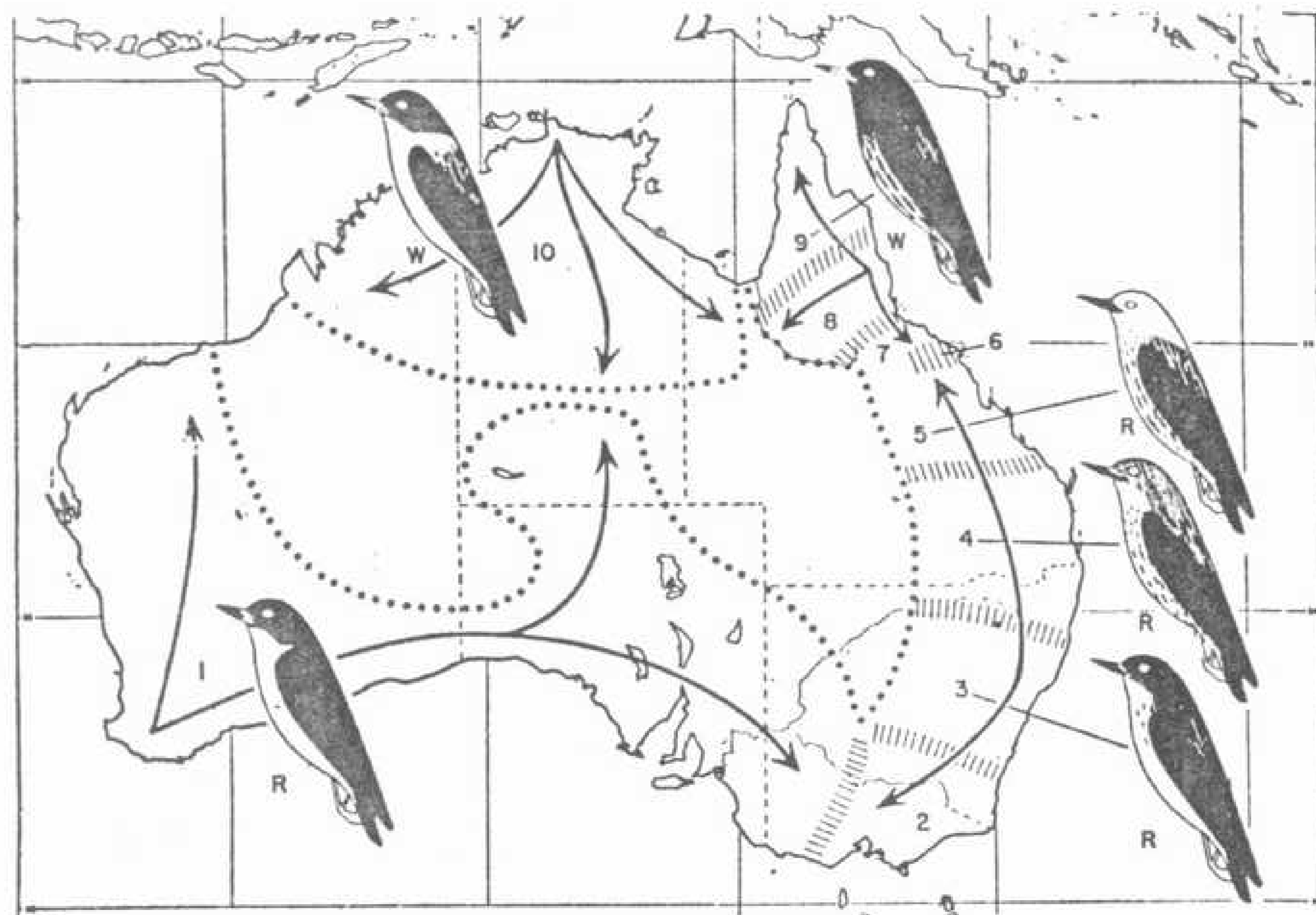


Fig. XIII-4. Tres runners *Neositta* de Australia. Las flechas indican la expansión a partir de los refugios áridos post-Pleistocénicos. Siempre que dos ínsulas anteriores han entrado en contacto, han formado cinturones híbridos (lo que se indica por el rayado). *R*, ala con barra roja; *W*, ala con barra blanca.

con una distribución más insular, a veces se forma una población híbrida en una isla intermedia. Por ejemplo, en la isla Dampier se ha formado una población híbrida por el cruzamiento de *Megapodius freycinet affinis* procedente de la tierra firme de Nueva Guinea y *M. f. eremita* del archipiélago Bismarck. *Pachycephala pectoralis whitneyi* de las islas Salomón tiene también un origen híbrido (Mayr, 1942). Análogamente parte del flujo de genes en las musarañas de California *(Sorex)* entre poblaciones de las mesetas del norte de California *(vagrans)* o de las mesetas del sur de California *(ornatus)* y las poblaciones endémicas de las marismas por mareas altas de la bahía de San Francisco *(sinuosus)* se puede describir del mejor modo como resultado de hibridación insular de estas poblaciones parcialmente aisladas (Rudd, 1955). También se ha observado hibridación insular en especies montañosas.

La hibridación alopátrida se ha estudiado de modo sumamente preciso por los ornitólogos debido a lo avanzada que está la sistemática aviar; sin embargo, casos de intergradación secundaria se han descrito en otros muchos grupos de animales. Además de los ya citados podemos recordar las salamandras *Batrachoseps attenuatus* y *pacificus* Hendrickson, 1954), los sapos *Bufo fowleri* y *B. woodhousei* (Meacham, 1962), las serpientes *Pituophis catenifer* y *sayi* (Klauber, 1947), y las espinochas *Gasterosteus aculeatus* y *trachuras* (Münzing, 1959).

Varios aspectos de los cinturones híbridos

Cuando dos poblaciones se aislan entre sí, sus acervos de genes se hacen independientes y divergen continuamente en su composición genética (Capítulo XVII). Cuando el aislamiento geográfico se rompe y las dos poblaciones restablecen el contacto, deberíamos encontrar pruebas, en la zona de contacto, del grado de diferenciación genética conseguida antes de producirse el contacto secundario. En efecto, un análisis de las características de las poblaciones en tales cinturones híbridos, da muchos datos de tal diferenciación previa.

Apareamiento fortuito o selectivo. Si se hubiesen desarrollado mecanismos de aislamiento incipiente antes de la fusión, cabría esperar desviaciones manifiestas del apareamiento al azar. En el género de chupadores de savia *Sphyrapicus*, Howell (1952) encontró un cinturón híbrido del norte de California, 8 ejemplares al parecer *nuchalis* puros, 14 *daggetti* puros y 20 híbridos. Donde los márgenes de *nuchalis* y *ruber* se encuentran en Kersley, British, Columbia, una forma sustituye a la otra en el corto espacio de unos 3 km. Entre las parejas observadas en la región, cinco parecen ser *nuchalis*, tres *ruber*, y tres mixtas de *ruber* × *nuchalis* o de *nuchalis* × híbrido, o de dos híbridos. Para nuevos casos véase A. H. Miller (1956) y Sibley (1959). Donde se encuentran dos aves del paraíso *Astrapia stephaniae* y *A. mayeri* en Mount Hagen, región de Nueva Guinea, hay una hibridación considerable, y sin embargo hay pruebas de la conservación de los tipos parentales, tal vez como resultado de una preferencia en el apareamiento (Mayr y Gilliard, 1952a). En tales casos de rotura parcial del aislamiento en la reproducción, resulta muy difícil decidir la categoría taxonómica (especie o subespecie).

En la mayoría de los casos de intergradación secundaria, la divergencia genética no ha avanzado aún hasta el punto de que se observen preferencias en el apareamiento. Meise (1928a) no encontró señales sino de apareamiento al azar en *Corvus*, lo mismo comunica Sammalisto (1956) de la zona polimorfa de intergradación, en Finlandia, entre las razas centroeuropeas y nórdicas de la lavandera boyera *(Motacilla flava)*; tampoco existe preferencia en el apareamiento entre los herrerillos con moña y con cresta negra *(Parus)* en Texas (Dixon, 1955). Habitualmente la diferenciación morfológica parece producirse con más rapidez que la adquisición de mecanismos de aislamiento. Esta secuencia se muestra en un grado particularmente notable en el género de caracoles *Cerion*, donde poblaciones extraordinariamente distintas se entrecruzan libremente y al azar en sus zonas de contacto (Mayr y Rosen, 1956; Mayr, manuscrito; Fig. XIII-9).

Divergencia ecológica que precede a la hibridación. Las ínsulas con frecuencia difieren en sus exigencias de habitat o en otras características ecológicas. Cuando entran en contacto secundariamente, sin haber adqui-

rido aislamiento en la reproducción, forman una zona de intergradación a lo largo de un escarpado gradiente ecológico o a lo largo de una discontinuidad ecológica (Mayr, 1942:263). El Song Sparrow *(Passerella melodia)* en la bahía de San Francisco consta de dos tipos de razas (Marshall, 1948): un grupo se restringe a las marismas de marea y el otro a riberas y otros habitats de agua dulce de las mesetas inmediatas. En la mayoría de las áreas los dos tipos de habitat están separados por una zona intermedia que no puede utilizarse ecológicamente. Sin embargo, donde exista un contacto se produce una zona de hibridación o de cruzamiento. Rigurosamente paralelo es el caso de las musarañas *(Sorex)* de la bahía de San Francisco descritas por Rudd (1955). Siempre que diferentes ínsulas del grupo *Junco hyemalis* se ponen en contacto después de romper el aislamiento previo, existe una tendencia por parte de cada una de las poblaciones en contacto de mantenerse adheridas al habitat preferido por la especie (Miller, 1941, 1956, manuscrito). En las numerosas razas de la gaviota argéntea *(Larus argentatus)*, el aislamiento geográfico está reforzado por diferencias en las exigencias de habitat. La raza de patas amarillas *cachinnans* del interior de Rusia (cuenca del Volga, etc.) se encuentra principalmente tierra adentro sobre lagunas y lagos pero en las últimas décadas se ha difundido hacia el norte hasta Finlandia, donde ha alcanzado el mar Báltico y el Oceáno Ártico. Sólo donde ha colonizado islas del Báltico se ha puesto en contacto con la raza con patas rosadas *argentatus* (que en esta región es un ave estrictamente de agua salada) y ha formado con ella poblaciones híbridas sumamente variables (Voipio, 1954). Dixon (1955) describe las diferencias de habitat de dos razas de *Parus bicolor* que se encuentran en una zona de contacto ecológico en Texas.

La tenacidad con que ciertas preferencias ecológicas se mantienen vinculadas con complejos de genes, se ha observado en una serie de casos: por ejemplo, el encuentro de *lecontei* y *clarus* del género de serpiente *Rhinocheilus* (Klauber, 1941). Una denominada raza del pez percomorfo *Boleostoma nigrum* se encuentra en lagos y corrientes con un sustrato firme En bolsas más o menos discontinuas de agua más tranquila con considerable vegetación acuática y con fondos algo cenagosos o de aluvión se encuentra la subespecie *eulepsis*, que está escamado más extensivamente en los carrillos, testuz y pecho. Las zonas estrechas de intergradación se encuentran en los bordes de los habitats (Lagr y Bailey, 1947). El roedor "pocket gopher" *Thomomys bottae pascalis* de las zonas de regadío del valle de San Joaquín en California se encuentra en una zona muy estrecha (rara vez de un km de ancho) con la subespecie *T. b. mewa* de las praderas sin cultivar. La cantidad de cruzamiento en la zona de contacto sin introgresión visible indica una fuerte selección contra los genes de introgresión (Ingles y Biglione, 1952). Spieth (1947) muestra que cuatro subespecies de la mosca de mayo *Stenonema interpunctatum* mantienen su

integridad hasta un grado considerable por haberse adaptado a distintas condiciones de agua. La raza blindada *(trachurus)* y la de piel lisa *(leiurus)* del pez espinocha *(Gasterosteus aculeatus)* se cruzan siempre que se ponen en contacto, pero la preferencia de *trachurus* por el agua salada y la de *leiurus* por el agua dulce, limita la extensión de la zona de hibridación (Münzing, 1959).

En el caracol marino *Thais lapillus* dos formas cromosómicas se encuentran en Inglaterra (Staiger, 1954, inédito) una con 8 cromosomas acrocéntricos y 5 metacéntricos (en total 13) y la otra con 18 cromosomas acrocéntricos, en condición haploide. Las dos formas, cuyo cruzamiento es fecundo, difieren en sus exigencias ecológicas. El tipo de 13 cromosomas se produce en la costa rocosa expuesta a la marea, en tanto que el tipo de 18 cromosomas se encuentra en las bahías abrigadas en zonas de agua somera. Colonias heterogéneas, con frecuencias de cromosomas intermedias (diploide, por término medio de 27-35), se encuentran en localidades intermedias. Estas colonias mixtas muestran "vigor híbrido" en el mayor espesor de caparazón (aunque éste sea de menor tamaño) y una elevada densidad de población, aunque haya también pruebas de alguna esterilidad híbrida e inviabilidad. La diferencia en número de cromosomas y en preferencia de habitat se ha desarrollado, al parecer durante un aislamiento previo de los tipos de 13 y 18 cromosomas, sin que, sin embargo, se haya conseguido aislamiento en la reproducción. En la costa atlántica de Norteamérica sólo se da el tipo de 13 *X*. La adaptación ecológica de los complejos de genes que se encuentran en estas zonas híbridas impide en todos estos casos un ensanchamiento de la zona de intergradación por flujo de genes. Esto encuentra un paralelo en muchos casos de variación ecotípica de plantas en los que se impliquen contactos secundarios.

Incompatibilidad de complejos de genes. La existencia circunstancial de un apareamiento no al azar en los cinturones híbridos y, todavía más, la estabilidad ecológica a cada lado de la línea de contacto indican la cantidad de diferencia genética que debió existir antes del contacto secundario. Un análisis de las razones de las incompatibilidades entre complejos enteros de genes sería más interesante pero tropieza con más dificultades técnicas. Sin embargo, incluso sin análisis experimental pueden inferirse muchos datos de un análisis fenotípico de poblaciones híbridas (Capítulo X). Cada uno de los análisis efectuados hasta la fecha ha contribuido a reforzar el concepto de los complejos de genes estabilizados y bien integrados, desarrollado por Timoféeff-Ressovsky, Dobzhansky y Huxley (véase Capítulo XV). Donde estos complejos de genes entran en contacto en cinturones híbridos, se ponen de manifiesto varias incompatibilidades que vamos a considerar.

Sobre las zonas híbridas pueden hacerse algunas generalizaciones sencillas. Cuanto más diferentes sean las poblaciones que entran en contacto,

más reciente suele ser la hibridación; cuanto más estrecha la zona híbrida, mayor es la probabilidad de desequilibrio en los genotipos recombinados y mayor la probabilidad de que el desequilibrio se manifieste como una variabilidad muy aumentada. Así se observa en la mayoría de los cinturones híbridos alopátridas. Por ejemplo, en la zona del oeste de Estados Unidos donde se encuentran el pico de lista amarilla *(Colaptes auratus)* y el de lista roja *(C. cafer)* (Short, manuscrito) los individuos pueden asemejarse íntimamente a cada uno de los tipos parentados o pueden mostrar todos las combinaciones posibles de sus caracteres. Tal aumento de variabilidad se ha descrito en casi todas las zonas conocidas de intergradación secundaria: por ejemplo para *Corvus* (Meise, 1928a), *Emberiza* (Paludan, 1940), *Icterus* (Sutton, 1938), *Junco* (Miller, 1941), *Sturnus* (Pateff, 1947), *Sphyrapicus* (Howell, 1952), *Lanius schach* (Biswas, 1950), *Microscelis* (Mayr, 1941), *Cerion* (Mayr y Rosen, 1956) y *Basilarchia* (Hovanitz, 1949), para mencionar unos pocos ejemplos. Esta variabilidad se debe, en parte, a los diversos grados de recruzamiento de individuos en las zonas de integradación y, en parte, a la rotura de la homeostasis de desarrollo como resultado de la mezcla de genes algo incompatibles. Aunque los dos fenotipos parentales puedan encontrarse en la misma zona, sería muy equívoco decir que las subespecies parentales se superponen en ella. La situación en la zona de contacto no es la de dos subespecies simpátridas, sino, más bien, una incorporación de los caracteres de dos subespecies parentales en una sola población. El término "superposición" usado en tales casos sugiere una interpretación equivocada.

En un cinturón híbrido, algunos caracteres pueden ser más variables que otros. Por ejemplo, en algunas colonias híbridas del caracol *Cerion*, el tamaño y proporciones no muestran aumento de variabilidad, y, en cambio, sí lo hacen el relieve y la pigmentación (Mayr y Rossen, 1956). Esta diferencia puede deberse, en parte, al mucho mayor número de genes que regulan el tamaño y, en parte, al efecto estabilizador de la sección, al que el tamaño puede estar más sometido que los caracteres ornamentales del caparazón. Cuando dos subespecies forman híbridos en varias áreas separadas, como los *Melidectes* de pico gris y de pico negro, de Nueva Guinea (Mayr y Gilliard, 1952a) un carácter diferente puede estabilizarse en cada área.

Se impone en tales casos que la selección natural trabaje continuamente en estas zonas híbridas eliminando todas las combinaciones descompensadas. La elevada variabilidad sólo se mantiene por la continua introducción de nuevos genotipos parentales. Una población híbrida puede conseguir una estabilidad del fenotipo cuando el ulterior aislamiento impida el flujo de genes entre las dos poblaciones parentales. Miller (1941) en el género *Junco* ha mostrado que la raza *cismontanus* evidentemente se originó como una población híbrida entre *hyemalis* y *oreganus*. Sin embargo, su variabilidad actual no es mayor que la de las poblaciones "puras" adyacentes. Esta población híbrida, al parecer, ha existido durante suficiente tiempo para haber desechado todos los genes que producían combinaciones no armoniosas. Lo mismo puede decirse de algunas poblaciones híbridas de *Pachycephala* en las islas Fiji (Mayr, 1932b; Meise, 1938). Varias poblaciones humanas que deben su origen a hibridación no muestran acusado aumento de variabilidad (Trevor, 1953). Una estabilización semejante se registra en ciertos oasis del norte del Sahara para las poblaciones de gorriones originadas como híbridos entre *Passer domesticus* y *P. hispaniolensis*, pero que han alcanzado estabilidad fenotípica en su aislamiento (Meise, 1936b). La falta de un aumento de variabilidad fenotípica no constituye, pues, prueba de ausencia de una hibridación previa.

Anchura de la zona de intergradación

Uno de los aspectos peor entendidos de los cinturones híbridos es su anchura: algunos son muy anchos, otros sorprendentemente estrechos. En cinturones híbridos que han debido existir durante miles de años la estrechez constituye un gran misterio. Cabría esperar, o que el aislamiento en la reproducción se hubiera adquirido como resultado de una inferioridad de los híbridos, o que la infiltración gradual de los genes hibridizantes hubiera ensanchado continuamente el cinturón híbrido hasta ocupar la mayor parte de los márgenes de las poblaciones hibridizantes. Al parecer existe una tercera alternativa: una selección vigorosa contra la infiltración de genes de un complejo de genes equilibrado en el otro, pero sin desarrollo de ningún mecanismo de aislamiento como subproducto de esta selección. Como ejemplos de cinturones híbridos estrechos citaré *Ctenophthalmus* y *Mus*. Donde el grupo de subespecies *eurous* de la pulga *Ctenophthalmus agyrtes* encuentra el grupo de subespecies *agyrtes*, el cinturón total de hibridación es sólo de 6,5 km de ancho (Peus, 1950). En Normandía donde (en la misma especie) *eurous* encuentra a *celticus* occidental, Jordan (1938) encuentra que se aproximan entre sí menos de cien metros, restringiéndose *eurous* a una colina boscosa y *celticus* a campos abiertos (las dos especies viven sobre varias especies huéspedes). Una zona no utilizable separa las dos poblaciones. En el ratón casero *Mus musculus*, en el centro de Dinamarca, una raza meridional de vientre negro *(domesticus)* se encuentra con una raza nórdica de vientre claro *(musculus)*. La anchura de la zona total de introgresión sólo es de 50 km y la zona de poblaciones realmente intermedias tienen sólo unos cuantos kilómetros de ancho (Ursin, 1952). Todavía más estrecho es el cinturón híbrido entre los páridos *Parus bicolor* y *atricristatus* en Texas (Dixon, 1961).

Dobzhansky (1941) cree que el cinturón híbrido bastante estrecho (su anchura varía entre 50 y 250 km) que existe entre las cornejas negra y ce-

nicienta *(Corvus)* en Europa central, se ha contraído dentro de los tiempos históricos. Sin embargo las pruebas son confusas y hay trayectos estrechos del cinturón híbrido tanto en el sur donde el cinturón es más viejo como en el extremo norte donde es más reciente. Parece que la anchura del cinturón está regulada más por el grado de filopatría y por las condiciones ecológicas que por la duración. El hecho resulta todavía más cierto para los cinturones híbridos entre las cornejas púrpura y bronceada *(Quiscalus)* en Norteamérica (Mayr, 1942; Huntington, 1952). Este cinturón es estrecho en el sur (Louisiana y Alabama) y mucho más ancho (500-700 km) en Nueva Inglaterra y al extremo norte del cinturón. En el sur, los dos tipos aludidos están asociados con dos tipos distintos de vegetación y la hibridación se limita al borde bastante estrecho entre las dos asociaciones estables de plantas. La mayor anchura del cinturón híbrido de Nueva Inglaterra, no sólo se debe a la falta de toda segregación ecológica, sino también a la costumbre migratoria de las cornejas en esta región. En todas las aves migratorias existe una mayor mezcla de poblaciones que en las especies sedentarias. Otros casos de zonas híbridas estrechas se han mencionado antes bajo el epígrafe de Divergencia Ecológica.

Los cinturones híbridos estrechos, pero virtualmente permanentes, deben interpretarse como zonas de contacto entre complejos de genes equilibrados establecidos por selección durante el aislamiento. Todas las combinaciones inarmónicas en la zona híbrida, se seleccionan en contra. Análogamente su penetración en las poblaciones adyacentes está continuamente contrarrestada por selección. Este hecho no elimina por entero el flujo de genes, pero reduce mucho sus efectos fenotípicos. Cabe pensar que algunos genes se seleccionen en contra con menos intensidad que otros y que estos genes puedan penetrar más allá del cinturón híbrido. Cuanto más íntimamente estén emparentadas las poblaciones que se ponen en contacto y menos desarmoniosos sean sus complementos de genes, tanto más probable es que se verifique tal penetración.

La clasificación de zonas de intergradación

En estos casos de clinos de carácter suave entre poblaciones contiguas hay poca duda de que se implica una intergradación primaria. Aquí se incluyen los casos de contacto espacial directo de poblaciones y los casos en que el flujo de genes entre colonias adyacentes no se impide en lo esencial, aunque estén separadas en el espacio. Un problema más difícil plantea el fenómeno de un cambio más o menos brusco de caracteres, un "peldaño" en un clino, dentro de una serie de poblaciones contiguas. No es seguro que pueda o no producirse nunca un peldaño notorio en una zona de intergradación primaria. De los estudios de Huxley (1939, 1942) se colige que él considera que la mayoría de los peldaños en clinos son

zonas de intergradación primaria. De hecho Huxley cree que, si las presiones de selección a los dos lados de una zona ambiental de tensión fueran lo bastante distintas podrían dar origen a una discontinuidad real mediante especiación semigeográfica (véase Capítulo XVII bajo el epígrafe "Cinturones híbridos estabilizados"). Según este supuesto habría que distinguir zonas de intergradación escarpadas primarias y secundarias y numerosos autores, usando diversos criterios, han intentado clasificar las zonas de intergradación existentes dentro de estas dos clases.

El criterio más frecuentemente usado es el del aspecto fenotípico de las poblaciones en la zona de intergradación. Si se trata de una "intergradación suave" la zona se clasifica como de intergradación primaria, y si existe un "cinturón de poblaciones híbridas muy variables" la zona se considera como de intergradación secundaria. Este criterio fenotípico desgraciadamente no es fidedigno, como ha señalado Miller (1949, 1955). Después de un aislamiento temporal y del establecimiento de un contacto secundario entre dos poblaciones, puede desarrollarse o bien una zona de intergradación suave o un cinturón híbrido sumamente variable, según influyan cierto número de factores, como son: la magnitud de las diferencias genéticas adquiridas durante el aislamiento y el grado de incompatibilidad de los dos complejos de genes, el grado de homeostasis de desarrollo en las especies respectivas, y si el cinturón híbrido es o no lo bastante antiguo para haber permitido la estabilización secundaria del fenotipo. Pueden resumirse estas pruebas diciendo que los cinturones con poblaciones muy variables en una zona de contacto entre poblaciones bastante uniformes son casi siempre zonas de intergradación secundaria (con la sola excepción de algunos casos de polimorfismo), mientras que las zonas de intergradación suave pueden ser primarias o secundarias.

Llegado este punto debemos considerar otro tipo de clasificación. Voipio (1952a:16) propone distinguir entre zonas genuinas de intergradación secundaria y "zonas de intergradación semisecundarias", donde "se ha desarrollado secundariamente un contacto cuando una población de origen extraño, y por tanto de estructura genética diferente, ha irrumpido en la vecindad de otra población local diferenciada *in situ*". No creo que sea válida esta distinción terminológica. Los casos de zorzal charlo *(Turdus viscivorus)* y el de la gaviota argéntea *(Larus argentatus)* muestran que existe originalmente la misma separación especial en estos casos de poblaciones diferenciadas genética *y* ecológicamente que en los casos de "aislamiento geográfico puro". Por este motivo utilizo la expresión "*intergradación secundaria*" para todos los casos de contacto secundario, lo mismo cuando las poblaciones que entran en contacto están o no diferenciadas ecológicamente.

Con la base de los datos disponibles me parece que todas las zonas escarpadas de intergradación son secundarias excepto los tres casos es-

peciales siguientes, en los que a veces son primarias: *a*) donde esté implicada la adaptación al color del sustrato; *b*) donde se implique la selección de habitat de los genotipos, y *c*) donde la diferencia de fenotipo principal de dos poblaciones adyacentes esté regulada por un locus de gene polimorfo. Esta generalización radical se ofrece como hipótesis de trabajo que estimule nuevo trabajo de campo. En cuanto sé no hay ningún caso de zona escarpada bien analizada de intergradación primaria que no caiga dentro de las excepciones expuestas.

Existen varias razones para que las zonas de intergradación primaria hayan de tener un perfil gradual y suave:

1) Virtualmente todos los gradientes climáticos y de otro tipo son suaves excepto en los bordes de sustrato y de habitat.

2) Incluso donde existe un cambio de sustrato, rara vez se ha observado un efecto fenotípico sobre la especie que viva en el área. Las excepciones principales son las poblaciones locales con coloración críptica de los animales del desierto (y de razas edáficas de plantas). En muchos casos donde se observa un escalón en los caracteres fenotípicos de una especie adaptada al sustrato, se encuentra que el escalón afecta a un solo carácter. En todos los restantes caracteres un clino suave puede pasar a través de la "zona de tensión". Esta independencia de los distintos componentes del complejo de genes indica que no tenemos un rompimiento en las poblaciones, sino en una sola respuesta fenotípica al medio. El papel del flujo de genes se destaca por el desplazamiento de la zona de intergradación fuera del límite del sustrato (Blair, 1947), debido a presiones de poblaciones a uno y otro lado del borde.

3) Es sumamente difícil para un organismo invadir un nuevo tipo de habitat a través de una "escarpadura ecológica". La colonización se impide por los mismos factores genéticos que determinan el borde de la especie (Mayr, 1954a). Donde quiera que se produce uno de estos desplazamientos ecológicos, habitualmente bajo condiciones de semiaislamiento, la nueva raza ecológica se difundirá rápidamente por el nuevo habitat disponible y establecerá numerosas zonas de intergradación secundaria a lo largo de los márgenes de habitat preexistentes.

4) En las especies polimorfas la frecuencia de genes polimorfos a veces cambia espectacularmente en una zona estrecha de intergradación. Esto se debe a veces a una selección de sustrato (*Cepaea*) y, a veces, a una selección de habitat por genotipos (también en *Cepaea*), pero con más frecuencia a la intergradación secundaria de dos poblaciones cuando la interacción con el fondo genético residual favorece una frecuencia distinta de genes polimorfos en cada lado de la zona de contacto (Mayr y Stresemann, 1950). Incluso en el caso de *Sciurus* en Finlandia, analizado por Voipio (1957; Fig. XI-5), las poblaciones de ardillas del norte y del sur de Finlandia se habían originado lo bastante alejadas entre sí para

que su actual zona de contacto en el centro de Finlandia pueda considerarse, al menos en parte, una zona de intergradación secundaria.

5) Es muy improbable que de modo secundario se haga más escarpado el perfil inicialmente suave de una intergradación primaria. Los factores ambientales que pudieran provocar una brusca escarpadura de los gradientes ambientales son raros, y aunque sucediera el desarrollo de un abrupto gradiente fenotípico se impediría por flujo de genes y por homeostasis de desarrollo. Aunque las razas locales se vuelvan fisiológicamente adaptadas, sólo una pequeña fracción de esta adaptación se reflejará en el fenotipo visible.

6) La hipótesis de que casi todas las zonas escarpadas de intergradación son secundarias exige postular un número muy alto de aislados temporales. Este postulado ha sido confirmado siempre que se han hecho mapas exactos del margen de una especie.

> Todo animal está adaptado a condiciones ecológicas específicas y por ello su área de distribución consiste de manchas de terreno que constituyen habitat utilizable rodeadas por barreras constituidas por habitats inutilizables. La distancia entre los habitats utilizables son, en general, menores que las capacidades normales de dispersión de las poblaciones aisladas y en tales casos hablamos de márgenes continuos, aunque no sea estrictamente cierto (Fig. XIII-5). En otros casos, el cinturón de habitat inutilizable puede ser lo bastante ancho para determinar un aislamiento real (Mayr, 1942:230).
>
> La regla parece ser que la especie, a pesar de la continuidad general de sus márgenes, constituye colonias bastante pequeñas y relativamente independientes (Voipio, 1952a:8)

La extinción de algunas de estas ínsulas y la expansión de otras provoca el establecimiento continuo de nuevas zonas de intergradación secundaria. Cuanto más haya avanzado la diferenciación genética, ecológica y morfológica entre las ínsulas antes de restablecerse el contacto, tanto más clara resulta la naturaleza secundaria de la zona de contacto. En la mayoría de los casos, el aislamiento habrá sido corto y la diferenciación genética ligera, de modo que la zona de intergradación secundaria no manifestará sino un ligero escalón en el clino.

Geografía, ecología y estructura de la especie

De los descubrimientos presentados en la sección anterior hemos de sacar la conclusión de que las especies no son las entidades tipológicamente uniformes que consideraba la taxonomía clásica. La especie, de hecho, posee una compleja estructura de población, caracterizada por series de poblaciones clinales, ínsulas y zonas de intergradación. La fre-

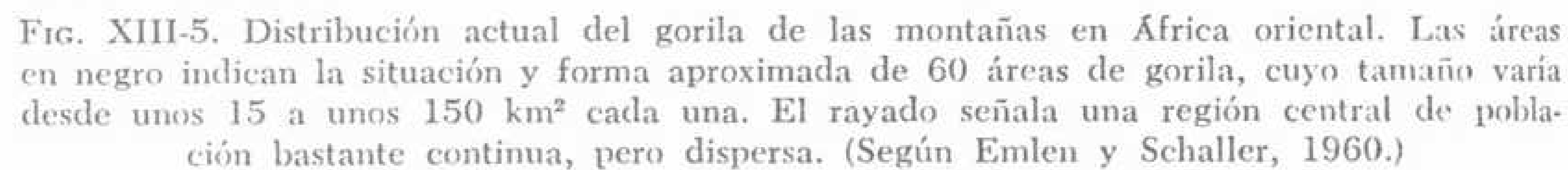


FIG. XIII-5. Distribución actual del gorila de las montañas en África oriental. Las áreas en negro indican la situación y forma aproximada de 60 áreas de gorila, cuyo tamaño varía desde unos 15 a unos 150 km² cada una. El rayado señala una región central de población bastante continua, pero dispersa. (Según Emlen y Schaller, 1960.)

cuencia relativa, la importancia y la localización de estos tres componentes de la estructura de toda especie, difiere de una especie a otra. Una de las tareas de la sistemática comparada es determinar qué tipos de organismos poseen ciertos tipos de estructura de especie. Varios factores geográficos y ecológicos, las posibilidades genéticas y de desarrollo de una especie dada y su historia, es lo que determina la estructura de la especie. Nuestro conocimiento de estos factores es todavía muy elemental, pero en los grupos mejor conocidos de animales, es posible llegar a ciertas generalizaciones.

Geografía

Diferentes estructuras de especies prevalecen en las distintas regiones geográficas (Mayr, 1942). Las poblaciones difieren entre sí sólo clinalmente en áreas continentales, mientras que en las regiones insulares la mayoría de las especies constan de fuertes ínsulas. Por ejemplo, entre las especies de gorriones de Manchuria continental, el 69 por ciento muestran variación clinal y sólo el 3 por ciento son ínsulas fuertes, mientras que en las islas de Salomón sólo el 24 por ciento muestra variación clinal y el 52 por ciento está compuesto de ínsulas fuertes (Mayr, 1942) (Tabla XIII-1). La superespecie de lagartos *Lacerta muralis* del Mediterráneo occidental consta de tres semiespecies: *L. bocagei* (Península Ibérica), *L. pityuensis* (Pitusas) y *L. lilfordi* (islas Baleares). La especie continental *bocagei* sólo tiene tres ligeras subespecies en la inmensa área continental de España, mientras que existen 37 subespecies de *pityuensis* y trece subespecies de *lilfordi* en los respectivos archipiélagos, a pesar de que estos lagartos faltan en las islas principales de las Baleares (Mallorca y Menorca), al parecer por haber sido exterminados por la serpiente lagarto *Macroprotodon*. Sin embargo, casi cada islote rocoso tiene su propia raza, excepto unas pocas rocas desnudas (Eisentraut, 1949). La misma diferencia entre pautas de variación "continental" e "insular" (Kinsey, 1937) se encuentra siempre que barreras naturales (geográfico-ecológicas) rompen la continuidad de las poblaciones.

La eficacia de las barreras depende, a su vez, de la capacidad de la especie dada de vencer las barreras de distribución (véase Capítulo XVIII). Esto resalta particularmente al comparar la estructura de dos especies muy relacionadas que difieran en su capacidad de dispersarse y de colonizar, como, por ejemplo, las dos especies de caracoles de charcas *Lymnaea palustris* y *L. emarginata* (Mozley, 1935). *Lymnaea palustris* está muy dispersada geográficamente y se encuentra en balsas y pequeños lagos en varios continentes. Presenta, evidentemente, mucha dispersión y poco aislamiento. La especie muestra un elevado grado de variabilidad individual y el margen de variación de cada localidad tiende a aproximarse

Tabla XIII-1. *Estructura de especie de aves en regiones continentales e insulares* (según Mayr, 1942)

Estructura	*Manchuria (márgenes continuos)*		*Islas Salomón (márgenes discontinuos)*	
	Número	*Porcentaje*	*Número*	*Porcentaje*
Especie uniforme, extendida	15	69	1	24
Variación geográfica menor	59		11	
Especie con ínsulas casi de nivel de especie	1	3	17	52
Grupos de semiespecies o especies alopátridas	2		9	
Especies con subespecies ordinarias		28		24

a lo que sucede por todo el margen de la especie. Por otra parte, *Lymnaea emarginata* está especializada ecológicamente. En su mayor parte sólo se encuentra sobre las costas rocosas de los grandes lagos, tipo de habitat que es relativamente raro dentro de su margen, de modo que las colonias aisladas distan con frecuencia cientos de kilómetros. Hay relativamente poco flujo de genes entre las colonias y muchas de ellas parecen ser la progenie de un solo fundador. El margen de variación de toda localidad sólo es una parte pequeña de la variabilidad total de la especie. Las especies con ecología similar o con historias similares tienden a tener una estructura de especie similar.

La historia de un área se refleja en la estructura de muchas especies. Así sucede, por ejemplo, con la situación de zonas de intergradación secundaria (Rand, 1948; Meise, 1936a; Keast, 1961). El efecto de los caracteres fisiográficos locales sobre la estructura de la especie en áreas localizadas ha sido estudiada en un número considerable de análisis recientes, como los de Linsdale (1938), A. H. Miller (1951), W. Blair (1950) y R. Miller (1950, 1961). Algunos de los factores que afectan la distribución de las poblaciones por el margen geográfico de una especie han sido considerados por Mayr (1942:100) y por Schmidt (1950).

Poblaciones centrales y periféricas

Los naturalistas desde antiguo han percibido diferencias entre las poblaciones centrales y las periféricas de una especie. Sin embargo, las discusiones sobre este tema casi siempre han resultado confusas por la incapacidad de los autores de distinguir entre varios fenómenos aparentemente similares pero sin relación alguna. Matthew (1915) discutió por extenso la persistencia de géneros, familias y órdenes primitivos en ciertas localidades periféricas aisladas como Nueva Zelanda, Tasmania, Madagas-

car y Ceilán, aunque los grupos a los que pertenecen se han extinguido en los demás lugares. Extendió su generalización hasta decir: "En todo momento las fases más avanzadas deben encontrarse muy cerca del centro de dispersión y las fases más conservadoras lo más alejadas de este centro" (Matthew, 1915). Sin embargo, el fenómeno zoogeográfico de la supervivencia de tipos primitivos no tiene nada que ver con la variación geográfica infraespecífica. De hecho, la generalización que puede hacerse con respecto a la variación intraespecífica es precisamente la contraria de la de Matthew: el fenotipo "original" de una especie suele encontrarse en el cuerpo principal o en la parte central del margen de una especie, mientras que las poblaciones periféricas, en particular las poblaciones periféricamente aisladas, pueden desviarse de modo secundario de diversos modos.

Una segunda dificultad resulta de confundir diferentes niveles de taxonomía, por ejemplo, confundir genes dentro de una población con estirpes dentro de una especie. Los "centros de diversificación" de Vavilov (1926, 1951) de plantas cultivadas no son áreas en las que las poblaciones muestren un máximo de variación genética; más bien son áreas geográficas en las que se encuentra (o se ha originado) el máximo número de estirpes cultivadas distintas. El hecho de que ciertas áreas (como Transcaucasia y el nordeste del Irán, entre otras) sean reservas destacadas de variedades cultivadas puede explicarse, en parte, por el largo tiempo durante el cual la especie se ha cultivado continuamente en esas regiones y, en parte, por la abundancia de oportunidades que para el aislamiento ofrecen los oasis agrícolas de estas regiones montañosas o semiáridas. El que tales ricos depósitos de estirpes existan es, en gran parte, el resultado de las numerosas oportunidades de aislamiento; esto es, la misma causa a que se debe la evolución de la rica fauna indígena de las islas Hawai. Vavilov mismo era perfectamente consciente de ello. Destaca que "es sumamente interesante" que se encuentren desviaciones de tipo medio de la especie "en la periferia de las regiones ocupadas por una planta dada y en lugares de aislamiento natural, como son las islas y las regiones montañosas aisladas" (Vavilov, 1951:47) y *no* en el centro del margen de la especie.

Una tercera causa de confusión se establece alrededor del término "variación". Cuando un autor dice que una especie es más variable bien en la parte central del margen o en la periferia, debería especificar si habla de la especie como un todo o de una población local dada. Una especie como un todo puede ser más variable en la periferia que en el centro por haber formado muchas ínsulas divergentes a lo largo de su periferia aunque cada población local de la ínsula tenga mucha menos variabilidad genética que ninguna población local en el centro del margen de la especie (véase antes). En la exposición que sigue los términos "va-

riabilidad alta" y "variabilidad baja" siempre se usan con referencia a una población local única, a menos que se especifique lo contrario.

Una cuarta causa de confusión se refiere al "movimiento" de genes y de caracteres dentro de una especie. Lo que sigue puede considerarse seguro: todas las poblaciones de una especie intercambian activamente genes entre ellas de modo directo o indirecto, a menos que tal intercambio se impida por barreras de dispersión; además, como resultado del exceso de población, las poblaciones con más éxito ejercerán una mayor "presión de genes" (y en consecuencia manifestarán mayor movilidad de población) que las poblaciones con menos éxito; inicialmente, el éxito de tal flujo de genes depende la capacidad de los genes "ajenos" para competir con los genes "locales". Cuanto más se desvíen las condiciones ambientales, como sucede en la mayoría de las áreas periféricas, menos probable es que los genes ajenos sobrevivan mucho tiempo. No es, de ningún modo, sencillo trasladar los acontecimientos desde el nivel del gene al nivel del carácter taxonómico. Se ha puesto una curiosa teoría según la cual surgen continuamente "nuevos caracteres" en el centro del margen de una especie, desde donde se dispersan hacia fuera en todas direcciones para ser desplazados a su vez por la nueva ola de caracteres emergentes. Según esta hipótesis los caracteres más primitivos de una especie se encontrarán en poblaciones periféricas (como en la teoría de Matthew para

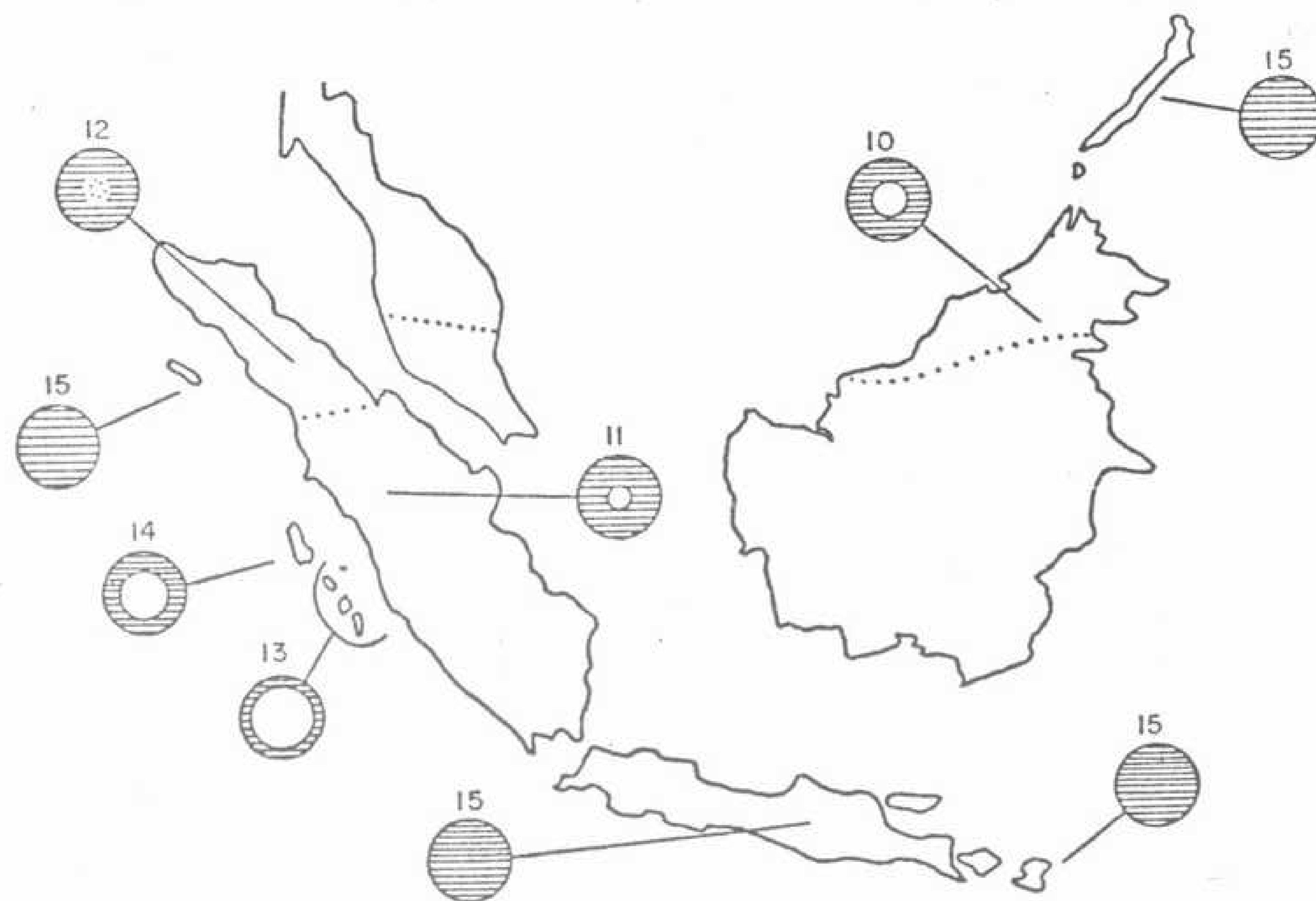


FIG. XIII-6. Subespecie politópica del drongo *Dricurus leucophaeus*, cuyas poblaciones centrales (subespecies 10, 11, 13, 14) tienen una máscara blanca y cuyas poblaciones periféricas (12,5) carecen de ella. Las cuatro poblaciones designadas como el número 15 no se distinguen entre sí. (Según Vaurie, 1949.)

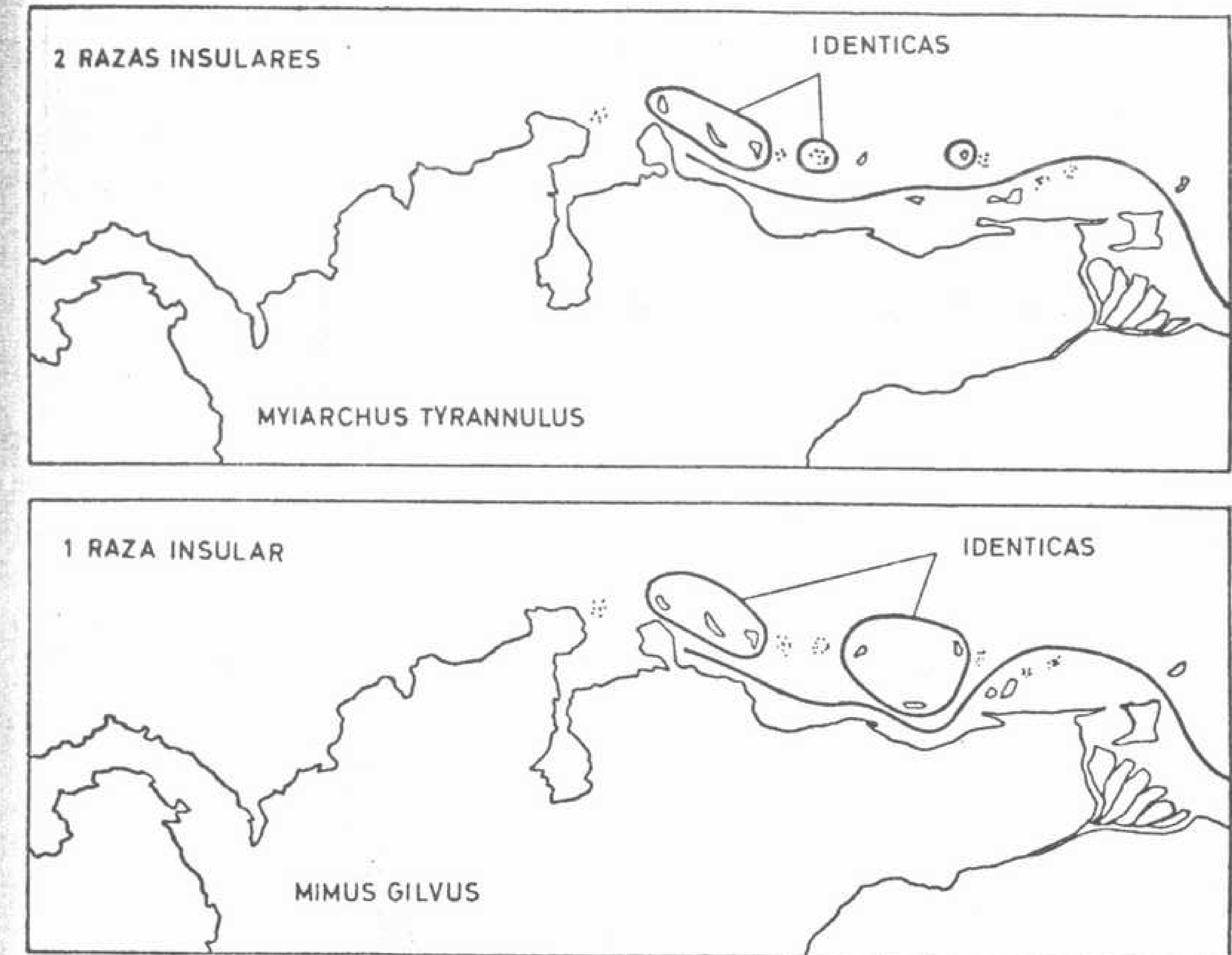


FIG. XIII-7. Poblaciones idénticas pueden surgir sobre diferentes islas separadas de la costa de Venezuela, aunque surjan, con independencia, a partir todas de la subespecie principal. Arriba, el papamoscas tirano, *Myiarchus tyrannulus;* abajo, el sinsonte, *Mimus gilvus.* (Según Voous, 1955.)

las categorías superiores). No hay ninguna teoría genética que pueda defender esta hipótesis, que ignora el movimiento en dos vías de los genes así como la adaptación local (por selección natural) de las poblaciones. Todos los ejemplos usados para defender esta idea pueden explicarse con toda facilidad por razones más ortodoxas.

El saltamontes *Ceuthophilus uhleri*, difundido por las tierras bajas del este de Norteamérica, ha colonizado también los montes Apalaches, que se encuentran en el centro de su área de distribución. En esta área ecológicamente divergente ha adquirido un tipo desviado de estructura genitálica (Hubbell, 1954).

En una especie puede evolucionar una población especialmente adaptada a un área ecológicamente "marginal", tanto cuando esta área se encuentra en el centro del margen de la especie como en la periferia de este margen. El origen politópico de poblaciones semejantes a lo largo de la periferia del margen de una especie puede interpretarse sobre la misma base. Vaurie (1949; Fig. XIII-6) describe el caso del drongo *Dicrurus leu-*

cophaeus, en el que poblaciones relativamente pálidas de Sumatra y Borneo están rodeadas periféricamente sobre pequeñas islas (Palawan, Java, Bali, Lombok y Simalur) donde viven aves más oscuras con picos negros. Voous (1955) muestra que cuando especies de aves procedentes de la región húmeda de Venezuela colonizan islas áridas de las Antillas (Fig. XIII-7) evolucionan con independencia fenotipos similares (sin palidez, etc.). Daría lugar a una gran confusión deducir que la similitud convergente de estas especies se deba a que proceden unas de otras.

Características de las poblaciones centrales y periféricas

Las poblaciones próximas al centro del margen de la especie suelen ser completamente contiguas; también muestran una densidad de población relativamente alta (por unidad de superficie) y una variación individual que excede de la medida para las poblaciones de la especie. Las poblaciones periféricas tienden a tener los valores contrarios para cada una de las tres características (aislamiento frecuente, densidad de población baja y escasa variación individual). Esta amplia generalización, aceptada de antiguo por los naturalistas, se basa en observaciones generales pero carece, hasta ahora, de un apoyo cuantitativo concreto. Está confirmada por la variabilidad fenotípica en las especies polimorfas. Un estudio de tales especies descubre casi invariablemente que el grado de polimorfismo disminuye hacia los márgenes de la especie y que las poblaciones periféricas con frecuencia son monomorfas, como Reinig (1939) ha demostrado para los abejorros *(Bombus)* y Mayr y Stresemann (1950) para varios géneros de aves. En la mayoría de las mariposas miméticas existe una disminución similar del número de formas miméticas por población hacia la periferia del margen de la especie. Todas las poblaciones periféricas de la polilla sumamente polimorfa *Zygaena ephialtes* son monomorfas (Bovey, 1941).

Sin embargo, las mejores pruebas de que disponemos proceden de un análisis del polimorfismo cromosómico en *Drosophila*. La especie americana tropical muy difundida y común *Drosophila willistoni* tiene más de 50 diferentes ordenaciones de genes en sus tres pares variables de cromosomas. Un solo individuo puede ser heterocigótico hasta para 16 inversiones; y 9,4 inversiones heterocigóticas por hembra es el promedio encontrado en la población más heterocigótica. Solamente una inversión tiene una distribución universal desde Argentina a través del Brasil hasta Centro América, las Antillas y Florida. La mayoría de las inversiones se producen por todo el ámbito de la especie, pero faltan en unas cuantas poblaciones periféricas. El amplio margen de la mayoría de las inversiones puede ilustrarse por el hecho de que existan en el Brasil todas las inversiones menos una de las que se encuentran en Florida. Unas doce de las inversiones tienen una distribución más o menos restringida. El polimor-

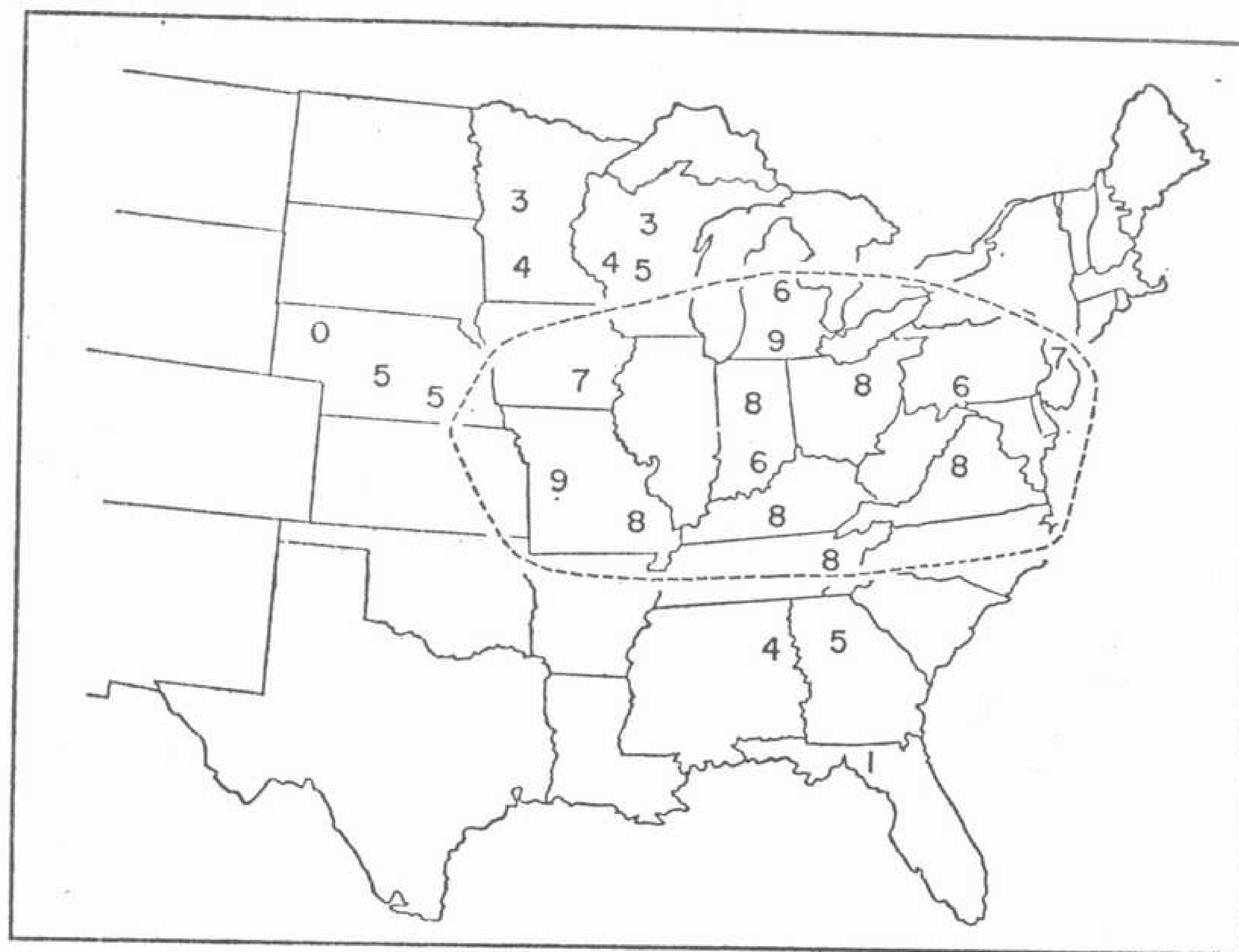


FIG. XIII-8. Número de ordenaciones de genes (además del standard) en 24 poblaciones de *Drosophila robusta*. Las poblaciones centrales tienen 6-9 ordenaciones; las poblaciones periféricas, 0-5. (Según Carson, 1958c.)

fismo inversional es máximo en varias áreas del Brasil pero cae bruscamente hacia el sur (Argentina, Chile), este (parte más oriental del Brasil) y norte (norte de América central, Florida y Antillas). En el punto más aislado del margen (isla de St. Kitts, Antillas) sólo se encuentran dos inversiones con la frecuencia de 0,2 inversiones heterocigóticas por individuo (da Cunha, Burla y Dobzhansky, 1950; Townsend, 1952; Dobzhansky, 1957b; da Cunha y col., 1959).

Similar es el cuadro que ofrece *Drosophila robusta*. Se encuentran unos 10 tipos de ordenaciones distintas de genes en diferentes partes del margen de la especie. También en este caso, la mayoría de las ordenaciones están dispersas por todo el margen de la especie, pero la frecuencia cae hacia la periferia del margen. Cerca del centro del margen de la especie (Virginia, Tennessee, sur del Missouri), más del 15 por ciento de las hembras salvajes son heterocigóticas por lo menos para una inversión apreciable, y algunas tienen incluso una en cada uno de los seis brazos cromosómicos principales. Las poblaciones periféricas tienen 1-6 inversiones sobre los seis brazos cromosómicos principales además de la secuencia típica, en tanto que la mayoría de las poblaciones centrales tienen 7-9 in-

versiones (Carson, 1958c). Una población procedente de la periferia extrema del margen (norte de Nebraska), por otra parte, es completamente homocigótica para todos los brazos cromosómicos excepto para dos hembras (entre 337 recogidas) que poseen una sola inversión en el brazo derecho del cromosoma X (Carson, 1955a,b, 1956, 1958c; Fig. XIII-8).

La razón de la reducción de la heterocigosidad estructural en las poblaciones periféricas de estas dos especies de *Drosophila* no está completamente clara. Sin embargo se han propuesto dos explicaciones principales que no se excluyen mutuamente. Según una hipótesis, las ordenaciones de genes, poseen una función ecotípica (Mayr, 1945). Esta sugerencia ha sido elaborada y ampliamente documentada por Dobzhansky (1951) y sus colaboradores (da Cunha y Dobzhansky, 1954; da Cunha y col., 1959). Existe una gran diferencia ecológica entre el centro y la periferia del margen de la especie. Una especie suele encontrarse en su óptimo ecológico cerca del centro de su margen. El ambiente físico es tan favorable que la especie puede, por así decirlo, hacer experimentos ecológicos y ocupar varios subnichos que serían inutilizables en las condiciones más adversas de la periferia del margen. Por ello se favorece una gran diversidad de ordenaciones de genes, según el teorema de Ludwig. En las zonas periféricas, o ecológicamente marginales por otra razón, la deriva ecológica de la especie disminuye de modo brusco y sólo puede sobrevivir una sola variante ecológica. Esta hipótesis está sostenida por la observación de que el máximo número de ordenaciones de genes son, en conjunto, en las especies ecológicamente más versátiles. El número de ordenaciones en *D. willistoni* se reduce en las regiones con muchas especies competidoras o con condiciones adversas (da Cunha y Dobzhansky, 1954).

Carson (1955a, b, 1958c, 1959) generalmente admite la opinión anterior, pero ha destacado que la relativa homocigosidad estructural del margen dará ocasión para los aumentos de cantidades de recombinación. Las inversiones ligan muchos genes en las poblaciones centrales en grupos coadaptados que no se recombinan. Esto supone dos ventajas: impide la ruptura de estos grupos coadaptados por un flujo activo de genes y a la vez utiliza la heterosis de tal polimorfismo equilibrado. Las poblaciones marginales, que viven no sólo en condiciones más duras sino también más fluctuantes, se postula que son capaces de movilizar, por la mayor cantidad de cromosomas disponibles para la libre recombinación, el ajuste genético a nuevas condiciones. Las poblaciones centrales de *D. robusta* sólo poseen un 67-71 por ciento de los cromosomas disponibles para entrecruzamiento, las poblaciones casi periféricas un 84-85 por ciento, y una población verdaderamente periférica posee virtualmente el 100 por ciento. En las poblaciones centrales, situadas en medio de un flujo de genes en todas direcciones, no hay ningún peligro de una disminución indebida de variabilidad genética aunque la mitad de los cromosomas estén encerra-

dos por inversiones. Por otra parte, en las poblaciones periféricas con su pequeño aumento genético por flujo de genes se favorecerá por selección todo lo que aumente la variabilidad genética.

La hipótesis de Carson de que la variación geográfica en la distribución de las ordenaciones de genes es el resultado de la selección en favor de la recombinación libre plantea una serie de cuestiones todavía sin contestar. Por ejemplo, existen especies de *Drosophila*, incluso extendidas y prósperas, que poseen muy poco polimorfismo cromosómico. Sin embargo otras especies son sumamente polimorfas, tanto las poblaciones centrales como las poblaciones periféricas. Una población de *D. subobscura* de Israel (cerca de la periferia sur del margen de esta especie) posee una variedad de ordenaciones de genes (26) mayor que ninguna otra población europea estudiada (14-21) (Goldschmidt, 1965). El habitat de esta región semiárida es tan marginal * que la especie sólo puede recogerse en primavera durante 6 a 9 semanas. Sin embargo, esta población con desventaja periférica y ecológica de Israel es tan polimorfa cromosómicamente como las poblaciones favorecidas en sentido ecológico. La cantidad de recombinación libre es solo ligeramente superior que en Europa (Stumm-Zollinger y Goldschmidt, 1959). En los ortópteros, White (1957a) no encontró pruebas de disminución significativa de polimorfismo cromosómico en las poblaciones periféricas. De este modo parece que las distintas especies tienen modos y medios diferentes de enfrentarse con las diversidades en las necesidades genéticas que poseen las poblaciones centrales y las periféricas. Stone y col. (1960) llaman la atención sobre nuevas consideraciones. El mero hecho de que las poblaciones centrales sean prósperas y ricas de individuos se traduce en la existencia de un gran número absoluto de individuos homocigotes para ciertas secciones cromosómicas, aunque su frecuencia relativa esté disminuida enérgicamente. Este y otros varios factores mantendrían una recombinación amplia en las poblaciones centrales, incluso donde su frecuencia relativa esté reducida gravemente. Además, los argumentos presentados por Mayr (1954a) (véase Capítulo XV) y la comparación de especies como *Drosophila robusta* y el grupo de *D. repleta* (Wasserman, 1960) muestran que el aislamiento es más importante para la composición genética de las poblaciones, debido a la fuerza coesiva del flujo de genes, que la mera situación periférica.

Así, pues, las diferencias genéticas entre poblaciones centrales y periféricas pueden describirse del modo siguiente. La cantidad total de flujo de genes se reduce en las poblaciones periféricas, y el flujo de genes se convierte cada vez más en una afluencia de genes en una dirección al acercarnos a la periferia. Muchas de las poblaciones periféricas, en particular

* Prefiero usar el término *marginal* en su conocido significado ecológico (cerca del nivel mínimo de subsistencia) y *periférica* en el estricto sentido geográfico (cerca de la periferia del margen de la especie).

las más aisladas, se establecen por una sola hembra fecundada o por un pequeño grupo de fundadores que sólo portan una fracción de la variabilidad genética total de la especie. Por otra parte, las poblaciones centrales contiguas están en el medio de una corriente de un flujo de genes en muchas direcciones y cosechan continuamente una mayor reserva de genes inmigrantes recientemente incorporados. Las condiciones ambientales son marginales cerca del borde de la especie, la selección se endurece, y en estas condiciones sólo un número limitado de fenotipos pueden sobrevivir. La reducción del flujo de genes y el aumento de la presión de selección reducen, juntos, la variabilidad genética de las poblaciones periféricas. Esto permite, si no favorece, un desplazamiento hacia nichos ecológicos distintos, pues, como ha señalado Haldane (1956), la presión de selección en la periferia, no es sólo más dura sino también diferente. Las poblaciones centrales, que se encuentran en la región ecológicamente más favorable para la especie, tienden a formar poblaciones mayores, cuyo tamaño está regulado principalmente por factores que dependen de la densidad. Los genes para tales factores dependientes de la densidad se acumulan en estas poblaciones. Las poblaciones de densidad baja, próximas a los límites de tolerancia de la especie, se seleccionan principalmente por la adaptación a factores independientes de la densidad.

Sistemática comparada y estructura de la especie

Hay muchos modos de diferir las especies unas de otras en su estructura de población: pueden ser fenotípicamente uniformes ("monotípicas") o mostrar variación geográfica; la población de la especie puede ser más o menos continua o estar fragmentada en ínsulas; puede existir o no una diferenciación entre el centro y la periferia del margen, para no mencionar sino algunos de los puntos señalados en las secciones anteriores. La comparación de las pautas de la estructura de población que se encuentran en diferentes especies de mamíferos, aves, insectos, caracoles y otros organismos es una de las tareas de la sistemática comparada. Este campo de investigación es todavía muy reciente y hay que aprender mucho de la variación geográfica en los diversos grupos de animales para poder situar tales investigaciones sobre una base cuantitativa y deducir de ellas generalizaciones biológicas.

Una primera aproximación al estudio de la variabilidad intraespecífica puede ser analizar la presencia y frecuencia de subespecies en varios grupos de animales. Esto se correlaciona por definición, con el grado de variabilidad geográfica y depende de un número de factores previamente estudiados (Capítulo XI). El grado de variabilidad puede diferir mucho en familias que pertenecen al mismo orden. Por ejemplo entre las Paru-

TABLA XIII-2. *Número de especies politípicas en una serie de grupos de animales*

Grupo sistemático	*Número total de especies*	*Especies politípicas*	
		Número	*Porcentaje*
Mamíferos europeos: G. Miller, 1912	196	51	26,0
Mamíferos europeos: Ökland, 1937	168	76	45,3
Mamíferos paleárticos (no marinos): Ellerman y Morrison-Scott, 1951	362	261	74,9
Mamíferos norteamericanos: Miller, 1924	1.364	369	27,0
Mamíferos norteamericanos: Hall y Kelson, 1959	922	450	48,8
Gorriones paleárticos: Harter, 1923	522	325	62,3
Hartert, 1936	516	363	70,0
Vaurie, 1956	579	385	66,5
Aves que crían en Norteamérica: AOU Checklist, 1957	276	187	67,8
Gorriones de Nueva Guinea: Mayr, 1941	309	245	79,6
Otras aves de Nueva Guinea: Mayr, 1941	240	193	80,4
Reptiles europeos: Mertens y Müller, 1928	95	47	49,5
Mertens y Müller, 1940	104	54	51,9
Reptiles norteamericanos: Schmidt, 1953	143	59	41,2
Anfibios europeos: Mertens y Müller, 1928	39	18	46,2
Mertens y Müller, 1940	41	20	48,8
Anfibios norteamericanos: Schmidt, 1953	143	59	41,2
Mariposas indoaustralianas: Jordan y col., 1927	695	412	59,3
Caracoles *Clausilia*: Rensch, 1933	37	16	43,2
Conchas marinas *Cypraea*: Schilder y Schilder, 1938	165	84	50,9

lidae de América del Norte, sólo un 22 (42,3 por ciento) de las 52 especies son politípicas mientras que entre los escribanos (Emberizidae) 32 (76,3 por ciento) de las 43 especies de Norteamérica son politípicas. Esta diferencia es real y no un artefacto de diferentes niveles taxonómicos. El grado en que tales cifras pueden depender de los patrones elegidos se ilustra por algunos datos sobre mamíferos europeos. En 1912 sólo un 26,0 por ciento de las especies se consideraban politípicas; en 1937, el 45,3 por ciento y en la actualidad hacia el 75 por ciento. Desplazamientos similares se han registrado en otros grupos cuando se ha conocido mejor su sistemática (Tabla XIII-2) y por eso es difícil efectuar comparaciones fidedignas. Sin embargo, el hecho de que existen algunas diferencias reales parece imponerse por la información de que disponemos. De las especies de pájaros de Nueva Guinea un 79,6 por ciento son politípicas mientras que de los pájaros norteamericanos sólo 67,8 por ciento lo son. Entre las 25 especies de escarabajos *Carabus* de Europa central, el 80 por ciento son politípicas, mientras que en ciertos géneros bien conocidos de coleópteros bupréstidos ni una sola especie se considera politípica.

Todavía existen grandes grupos de animales en los que todas las especies se expresan por binomios. Tendría interés saber en qué grado el hecho se debe a una falta real de variación geográfica del fenotipo y en qué grado a insuficiente análisis taxonómico. Sin duda, las especies gemelas son casi siempre monotípicas.

Número y área de subespecie

La clasificación de las especies en monotípicas y politípicas sólo es un modo de presentar cuantitativamente la variación fenotípica. Otro modo es analizar las subdivisiones de la especie politípica: ¿Cuál es el promedio de subespecies por especie en los diversos grupos de animales, y cuál es su margen geográfico medio? Se cree que existen unas 28 500 subespecies de aves, de un total de 8 600 especies. Esto supone un promedio de 3,3 subespecies por especie. Es poco probable que este promedio se eleve sustancialmente (que suba, por ejemplo, por encima de 3,7) incluso después de un ulterior desdoblamiento. El promedio difiere de una familia a otra: 79 especies de golondrinas (Hirundinidae) tienen un promedio de 2,6 subespecies mientras que 70 especies de cuco alcaudones (Campephagidae) tienen por término medio 4,6 subespecies, y 75 especies de alondras (Aludidae) 5,1 subespecies. Sin embargo, el número total de subespecies es mucho mayor en unas cuantas especies. El Song Sparrow norteamericano (*Passerella melodia*), por ejemplo, tiene unas 30 subespecies. Las especies de aves con 20-30 razas geográficas bien definidas no son raras en regiones sumamente insulares (como en la región Indo-Australiana); el punto culminante parece corresponder a *Pachycephala pectoralis*, con más

TABLA XIII-3. *Subespeciación en 95 especies comunes de pájaros canoros de tierra baja de Nueva Guinea*

Número de subespecies por especie *	*Número de especies*
1	30
2	29
3	13
4	17
7	1
[illegible]	[illegible]
9	1
13	1
15	1
Total 245	95
Promedio 2,58	

* El 30 % no muestra variación geográfica, el 6,3 % tiene 70 más subespecies.

de 70 razas. Las especies de pájaros que se producen en las tierras bajas de Nueva Guinea manifiestan el grado de subespeciación que indica la Tabla XIII-3. Comparativamente, las subespecies de aves tienen por lo general márgenes bastante amplios. En los coleópteros tigre, de Norteamérica *(Cicindela)*, el margen medio de subespecie de aves, y el número medio de subespecies por especie (4) es también similar. El número medio de subespecies es mucho menor en muchos grupos de mamíferos. Sesenta y una especies de roedores tienen por término medio 2,75 subespecies en el solo estado de Utah (Durrant, 1952). La rata canguro *(Dipodomys ordii)* no tiene menos de 30 subespecies en los estados occidentales de Estados Unidos, en una región donde ningún ave tiene más de 5 o 6 subespecies (Setzer, 1949). Los roedores "pocket gophers" *(Thomomys)* se distinguen por el elevado número de ínsulas que forman en suelos convenientes, y, en consecuencia, por el alto número de subespecies que distinguen los taxonomistas. De las dos especies de Utah una tiene 11 subespecies en este estado, y la otra 24.

Todavía más pequeños resultan los márgenes de las poblaciones diferenciables en muchos grupos de invertebrados. Casi todos los robledales aislados de México parecen poseer una población endémica de avispas de agallas *(Cynips)*. Casi cada riachuelo a lo largo de la costa del Golfo de Florida tiene su cangrejo endémico *(Cambarus)* (Hobbs, 1942, 1945, 1953). Los carábidos ápteros y los coleópteros tenebriónidos tienden a formar muchas subespecies muy locales. Todavía más localizadas son las poblaciones de muchos géneros de caracoles terrestres tropicales. La especie hawaiana *Achatinella mustelina* tiene 26 subespecies y 60 razas microgeo-

gráficas en un área de 32 por 8 km de superficie (Welch, 1938). Análogas pautas de distribución se han encontrado en *Partula* y *Cerion*. Por otra parte, en un género con un fenotipo estabilizado como *Drosophila*, se pueden necesitar métodos especiales (Stalker y Carson, 1948; Patterson y Stone, 1952) para descubrir la variación geográfica fenotípica. Algunos autores recientes, en particular Kiefer (1952) en sus estudios sobre las razas geográficas de *Thermocyclops* de África tropical y otras regiones, han señalado la extensión con que ciertos crustáceos de agua dulce se separan en poblaciones locales.

Describir la variación intraespecífica meramente en términos de subespecies o de razas geográficas es un modo de abordar el problema algo estático. Puede resultar útil para estudiar especies con márgenes continuos amplios, pero resulta inadecuado para enfrentarse con las complicaciones de la estructura de poblaciones de las especies insulares. Aquí las poblaciones locales proliferan y se desvanecen. Después de largos períodos de estancamiento de distribución, puede "irrumpir" una ínsula local y ocupar grandes zonas que previamente habían dejado vacantes otras poblaciones de la especie. Esto a veces se produce por desplazamientos en la preferencia de habitat. Entre tales casos tenemos los papamoscas del grupo *Rhipidura rufifrons* (Mayr y Moynihan, 1946) y el "silbador dorado" (*Pachycephala pectoralis*) (Galbraith, 1956). En ambos casos, resulta una pauta de distribución entretejida de modo peculiar cuando las ínsulas "antiguas" persisten como islas en una "corriente" reciente de nuevos colonizadores. Pueden llegar a ser vecinas inmediatas, poblaciones de historia, contenido de genes y fenotipo muy diferentes, como sucede con la raza de garganta blanca y la de garganta amarilla de *P. pectoralis*. Esta situación conduce a otros tipos de "casos límites" entre poblaciones coespecíficas y especies plenas que se considerarán en el Capítulo XVI.

Una estructura de población algo aberrante, pero muy interesante, se encuentra en el género de caracoles terrestres *Cerion* en las Antillas. Este caracol está limitado a una franja estrecha de vegetación costera inmediatamente por encima de la línea de alta marea. Rara vez se encuentra a más de 100-200 metros tierra adentro. Un análisis de las poblaciones que se encuentran en el nordeste de Cuba (distrito de Banes) descubre el cuadro siguiente. A lo largo de unos 50 km de costa se encuentran siete tipos muy distintos de *Cerion*, que se sustituyen unos a otros geográficamente (con la sola excepción de la especie muy diferente *lepida*, que coexiste con *moralesi* sin cruzarse). De ocho zonas posibles de contacto, cuatro son ecológicamente inutilizables por *Cerion* de modo que forman barreras completas que impiden eficazmente el flujo de genes. Las otras cuatro zonas de contacto están ocupadas por poblaciones híbridas. La cadena de poblaciones que resulta de estas características de *Cerion* es sumamente diferente del cuadro de una especie geográficamente variable

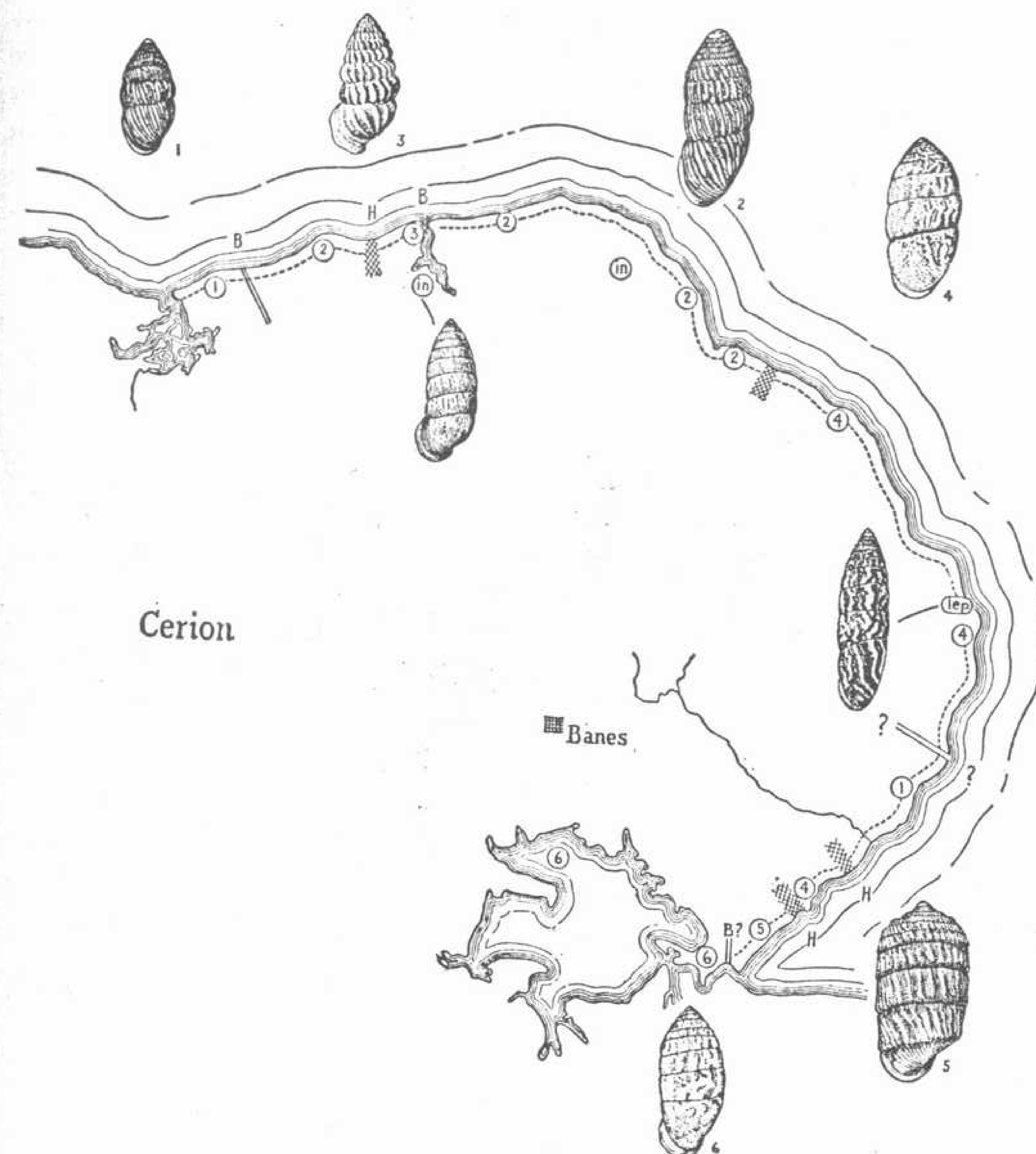


FIG. XIII-9. La pauta de distribución de poblaciones del caracol terrestre halófilo *Cerion* sobre la península de Banes en el este de Cuba. Los números se aplican a razas o "especies" distintas. Donde se ponen en contacto dos poblaciones (con una excepción) forman híbridos (H), cualquiera que sea la diferencia. En otros casos, el contacto está impedido por alguna barrera (B). En = población de tierra adentro aislada.

de aves como el Song Sparrow. La estructura de especies de *Cerion* (Fig. XIII-9), que a primera vista parece enteramente irregular, está determinada por dos factores. Uno es que la divergencia morfológica parece producirse rápidamente pero no está correlacionada con la adquisición de aislamiento reproductivo. En consecuencia, siempre que dos poblaciones morfológicamente divergentes se ponen en contacto hay una gran probabilidad de que se crucen sin discriminación. El otro factor es la capacidad

singular de dispersión de *Cerion*. Por una parte, tenemos su carácter muy sedentario, de modo que un individuo dado probablemente no se mueve horizontalmente más de unas docenas de metros durante toda su vida; por otra parte, presenta capacidad para dispersarse pasivamente mediante los huracanes, lo que les permite establecer colonias a centenares de kilómetros. Es probable que otros casos de estructuras poco habituales de población observadas en otros animales, encuentren también una explicación ecológica.

Resumen

Todas las especies están compuestas de poblaciones locales, y, dado que en las especies sexuales no hay dos poblaciones idénticas, todas las especies muestran variación geográfica, gran parte de la cual no está expresada en el fenotipo visible.

Muchas poblaciones locales son completamente contiguas y pasan gradualmente de una a otra. Otras ("aislados geográficos") están más o menos aisladas frente al flujo de genes por barreras. Donde se rompen las barreras, se verifica una intergradación secundaria entre las poblaciones previamente aisladas.

Cada especie tiene una estructura de población caracterizada por una combinación de los componentes dichos. La variabilidad genética y los caracteres de población tienden a ser distintos en el centro y en la periferia del margen de la especie. La sistemática comparada intenta descubrir generalizaciones relativas a la estructura de población que caracteriza a diversos tipos de animales.

Capítulo XIV

TIPOS DE ESPECIES

Lo que tienen en común todas las especies biológicas de los animales es lo que hemos destacado en los capítulos anteriores de este libro. Aun admitiendo la existencia de los tres conceptos de especie descritos en el Capítulo II, suponemos que estos conceptos no son sino distintas formas de considerar un solo tipo de especies existente en la naturaleza. La especie biológica suele ser, también, especie morfológica (con excepción de contadas especies gemelas); la especie politípica multidimensional es, en un lugar o momento concretos, adimensional. De hecho, las especies de animales en conjunto son un fenómeno singularmente uniforme. Las terminologías propuestas para diferenciar distintos tipos de especies zoológicas se basan, en la mayoría de los casos, no en distintas propiedades biológicas de las especies, sino, más bien, en dificultades que se encuentran en la aplicación del concepto de especie a ejemplares o muestras (véase Capítulo II). Los paleontólogos hablan ciertamente de paleoespecies, de especies fósiles, o cronoespecies (Sylvester-Bradley, 1956), mientras que los taxonomistas prácticos distinguen bioespecies morfológicas (Cain, 1954a), y los investigadores de los organismos asexuales reconocen agamoespecies. Sin embargo, dependiendo de los criterios aplicados, una muestra de la misma población puede ser denominada por un autor morfoespecie, por otro bioespecie y por otro paleoespecie.

El desplazamiento desde el concepto morfológico de especie, que antes prevalecía, hasta el concepto biológico actual se ha podido efectuar en zoología sin gran trastorno terminológico. Un cambio necesario ha sido transferir la mayoría de las "razas biológicas" a la categoría de especies gemelas (Capítulo III). Incluso el desplazamiento desde la especie adimensional a la especie multidimensional no ha supuesto un gran trastorno. Las proposiciones de una terminología dualista, como las de Kleinschmidt y Rensch (véase Capítulo XII) no se han aceptado en general. En contraste con lo sucedido en botánica, en zoología no se ha desarrollado ningún campo separado de "taxonomía experimental", en parte debido a la relativa

dificultad de criar animales en cautividad (excepto para *Drosophila* y contados géneros más), y, en parte, porque diversos atributos de los animales vivos (cantos, galanteos, etc.) han constituido de antiguo un control independiente de los hallazgos de la taxonomía de museo. Finalmente, el cambio desde el pensamiento tipológico al pensamiento en poblaciones se inició en zoología en una fecha temprana (a mediados de siglo XIX) de modo que la transición de la taxonomía alfa a la taxonomía gamma se ha verificado de modo gradual y armonioso.

Lo sucedido en botánica ha sido diferente en conjunto. La taxonomía vegetal, a pesar de los esfuerzos de unos cuantos investigadores de vanguardia, se ha mantenido dentro de métodos sumamente morfológico-tipológicos hasta los decenios segundo y tercero de nuestro siglo, lo que ha abierto un considerable abismo entre los botánicos de herbario y los ecólogos vegetales. El estudio de poblaciones no se popularizó hasta después de 1930 (Clausen Anderson, Turrill, Fassett y otros). Cuando Turesson (1922) comenzó su labor en taxonomía experimental, creía que resultaría imposible acomodar sus nuevas ideas dentro de la armazón de los términos morfológicos de la terminología linneana ortodoxa. Por ello distinguió las especies linneanas, que definía morfológicamente, y las *ecoespecies*, que definía como "especies linneanas consideradas desde el punto de vista ecológico". En consecuencia, se desarrolló en botánica una terminología dualista. De hecho, algunos botánicos han declarado que la clasificación de ejemplares y el estudio (experimental) de las poblaciones naturales son dos ramas independientes de la biología, una de las cuales es la taxonomía ortodoxa y la otra la "genecología" o "biosistemática". Este tema de controversia se ha debatido, en una serie de publicaciones recientes por Baker, Cain, Camp, Danser, Epling y Catlin, Gregor, Mason, Turrill y Valentine, revisados por Heslop-Harrison (1954). Otros botánicos, por ejemplo Stebbins (1950), han defendido la terminología única. Sea lo que sea lo que suceda en Botánica, no parece necesario reelaborar una terminología en la sistemática animal. Hablando taxonómicamente, sólo existe un tipo de especies de animales, excepto en los casos límites entre subespecies y especies y en los animales que se reproducen asexualmente.

La debilidad de lo propuesto en el pasado para clasificar tipos de especies, radica en que la elección de los criterios (morfológico frente a biológico, o fósil frente a reciente) no atañen a ningún atributo realmente significativo. Sin embargo, poca duda cabe de que existen distintos tipos de especies, que se caracterizan por diferencias fundamentales en ecología, estructura de poblaciones, sistemas genéticos y, modos de reproducción. Para distinguir tipos de especies de un modo significativo, debemos recurrir a atributos biológicos como criterios de clasificación. Tal vez la clasificación más detallada publicada hasta hoy sea la de Camp y Gilly (1943) que distingue 12 categorías de especies vegetales. Sin embargo, sus criterios se imbrican en gran parte y a causa de esta superposición y de la pesada terminología que proponen, su clasificación no ha sido adoptada por ningun autor posterior.

Criterios de clasificación

Llegados a este punto parece conveniente considerar qué tipos de criterios podrían utilizarse en un intento de clasificar tipos de especies. En cuanto se comienza a tabularlas, resulta evidente que puede utilizarse como criterio casi toda propiedad de una especie pero que existe una superposición parcial entre cada dos series de criterios. En la Tabla XIV-1 se da una lista que en modo alguno pretende ser completa.

Esta tabulación podría extenderse casi al infinito. Cada especie puede clasificarse, teóricamente, en una de las subdivisiones de cada una de las categorías numeradas. Existe, pues, una enorme cantidad de superposición entre los diversos criterios de clasificación. Se plantea, pues, la cuestión importante de cuales son los criterios más importantes para el biólogo, y en particular para el evolucionista. Se sabe muy poco, hasta ahora, del grado de correlación existente entre las clases de los distintos criterios. Ciertas correlaciones resultan evidentes, como la de que las especies panmixtas o gemelas habitualmente son monotípicas. Pero bastante poco se sabe hasta ahora de la correlación entre tolerancia ambiental, sistema de apareamiento, estructura de poblaciones, y velocidad de evolución. ¿Qué propiedades ecológicas están correlacionadas con los sistemas genéticos? No podrá contestarse a estas cuestiones hasta que no se conozca mucho mejor la sistemática de los animales, en particular de los invertebrados inferiores. Necesitamos urgentemente desarrollar un campo de sistemática comparada que puede brindar una base firme para el estudio de la evolución comparada. Hasta no disponer de más datos, sólo podemos esbozar un estudio que se refiera en particular a las series de factores que creemos que afectan a las propiedades evolutivas de la especie. Entre éstos parecen tener la máxima importancia los sistemas genéticos, junto con los factores ecológicos y de conducta.

Sistemas genéticos

La totalidad de los factores genéticos que afectan la estructura en poblaciones de una especie y su potencial evolutivo a veces se denomina su sistema genético (Darlington, 1939, 1940). White (1954:366), por ejemplo, declara:

TABLA XIV-1. *Criterios de clasificación de tipos de especies*

Criterio	*Tipo de especies*
1. Sistema de reproducción	Reproducción sexual biparental
	Hermafroditismo
	Partenogénesis
	Reproducción por escisión o vegetativamente
2. Grado de fecundidad intra e interespecífica	Cenoespecies
3. Presencia o ausencia de hibridización	Híbridos interespecíficos ocasionales
	Introgresión ocasional
	Con zonas híbridas alopátridas
	Enjambres híbridos simpátridos
	Anfiploidia
4. Variación en el número o pauta de cromosomas	Número de cromosomas variable (disploidia)
	Poliploidia
5. Diferencia de origen	Con heterocigosidad estructural más o menos extensa
	Especiación geográfica gradual
	Especiación simpátrida gradual
	Instantáneo por poliploidia o macromutación
	Por fusión
6. Estructura de la especie	Monotípica
	Politípica
7. Tamaño de poblaciones	Constante
	Sumamente fluctuante, a veces cíclicamente
8. Secuencia de generaciones	Rápida
	Anual
	Lenta, una sola generación dura varios o muchos años
9. Cantidad de flujo de genes	Esencialmente panmixta
	Con numerosas ínsulas geográficas
	En gran parte reproducción dentro de una estirpe
10. Pauta de distribución	Cosmopolita
	Extendida
	Insular
	Reliquia
11. Tolerancia ambiental	Eurioica
	Estenoica
12. Velocidad de evolución	Lenta o estancada
	Rápida
13. Plasticidad fenotípica	Especies gemelas
	Especies polimorfas

Bajo la expresión general de *sistema genético* incluimos el modo de reproducción de la especie (bisexual telitoco, haplodiploide, etc.), su dinámica de población (tamaño de población, razón de sexos, vagilidad, extensión de la panmixia o de la reproducción dentro de las estirpes, etc.), su ciclo de cromosomas (meiosis normal en ambos sexos, o anormal en uno o en ambos), su índice de recombinación, la presencia o ausencia de varias formas de polimorfismo genético o citológico en la población natural, y, en pocas palabras, todas aquellas características que determinan su conducta hereditaria durante períodos suficientemente largos para que se produzcan cambios evolutivos.

Esta amplia definición abarca la mayoría de los factores recogidos en la Tabla XIV-1 como determinadores de "tipo de la especie" y varios otros más. La mayoría de los mecanismos recogidos en la lista son meramente medios diversos hacia el mismo fin, a saber, la regulación del equilibrio entre el cruzamiento dentro de la estirpe e hibridación. Los factores que determinan el grado de diferencia genética de los gametos formadores del cigote se han reunido bajo el epígrafe "Sistema de reproducción" (Darlington y Mather, 1949). Éste controla la variabilidad genética, la estructura de poblaciones y, en último término, el cambio evolutivo, como ha destacado Darlington (1932, 1939), Dobzhansky (1951) y White (1954). Stebbins (1950, 1960) y otros autores han señalado que la cantidad de hibridación entre poblaciones depende, no sólo de los factores de sexualidad genética y cromosómica que suelen destacarse, como son la ploidia y el índice de recombinación, sino también de factores más o menos ecológicos como son la facilidad de dispersión, el tamaño de población, la estabilidad de población (frente a fluctuaciones), la duración de la vida, la superposición de generaciones, el número de descendientes, las diferencias entre ecología larvaria y adulta, y así sucesivamente.

Debemos considerar la importancia relativa que algunos de estos factores tienen en la determinación del grado de diferencia entre varios tipos de especie.

Variación del número de cromosomas

White (1954, 1957a) ha publicado revisiones soberbias del tema. La existencia de diferentes números de cromosomas dentro de una misma especie puede explicarse de diversos modos. Con máxima frecuencia se deben a la presencia de cromosomas supernumerarios o de escisiones o de fusiones de Robertson. Diferencias más acusadas son las causadas en ciertas especies partenogenéticas por trastornos en el mecanismo de maduración y segmentación del óvulo, como en *Artemia salina* (Goldschmidt, 1952). La variación geográfica del número de cromosomas no es rara en los animales. En el roedor *Gerbillus pyramidum* (Wahrman y Zahavi, 1955) el número de cromosomas varía desde 40 (Argelia) a 52 (llanura costera de Israel) y 66 (el Negev y partes adyacentes de Egipto). La signi-

ficación de esta variación acusada de poblaciones íntimamente relacionadas no se rebaja, aunque ascendamos estas ínsulas al rango de especies genuinas. La hibridación secundaria entre tales poblaciones puede dar lugar a números de cromosomas muy variables como ha demostrado Staiger (1954) para *Thais lapillus*. El número de cromosomas es relativamente constante en la mayoría de los grupos de animales, pero, en otros, muestra tremendas variaciones, por ejemplo en las mariposas. El número de cromosomas establece un límite inferior al número de grupos de ligamientos, pero este número está regulado por factores cromosómicos adicionales, como son la localización de los quiasmas.

Fecundidad

Algunos botánicos reconocen una categoría de especies especial para todas las poblaciones y especies que pueden dar híbridos con éxito. Clausen, Keck y Hiesey (1945) las han denominado *cenoespecies* y las definen "como todas las ecoespecies relacionadas de modo que pueden intercambiar genes hasta un cierto grado, por hibridación". Aunque es incuestionable que el establecimiento de una completa esterilidad cruzada significa el punto de una especiación completa irreversible, debe destacarse que la esterilidad no es sino uno de los muchos mecanismos posibles de aislamiento. El reconocimiento de las cenoespecies exagera mucho la importancia de la barrera de esterilidad y conduciría a conclusiones absurdas en la sistemática animal. Entre los animales no es raro que todos los miembros de un género, o incluso de una subfamilia, puedan intercambiar genes, aunque en la naturaleza el hecho suceda rara vez o nunca. Refiriéndonos a un grupo ricamente diversificado, por ejemplo los ánades de río (*Anatini*), carecería de sentido considerarlo una sola cenoespecie. En otros grupos de animales (por ejemplo, *Drosophila*) pueden oponerse barreras considerables al intercambio de genes ya en el nivel subespecífico y la mayoría de las especies plenas son estériles entre sí. No veo nada en favor de admitir una categoría de especie, para los animales, que corresponda a la cenoespecie de Turesson y su escuela.

MODO DE REPRODUCCIÓN Y TIPO DE ESPECIE

La función biológica del sexo, discutida largo tiempo, es la producción de una gran variedad de genotipos diferentes (Weisman, 1902). La mutación puede asumir esta función sólo cuando, como en los microorganismos, las generaciones se siguen unas a otras mucho más rápidamente que los cambios del medio. La esencia de la reproducción sexual es, pues, la reunión de los factores genéticos de dos individuos (o células) padres dife-

rentes en un nuevo cigoto. Lo básico de la sexualidad no es el hecho de que, en los animales, estos gametos suelen producirse en gónadas especiales, ni que los gametos (huevos) producidos por tales gónadas puedan en ocasiones desarrollarse sin fecundación. Definir la reproducción sexual como "la reproducción que implica la formación de gametos" no es biológico y yerra el blanco. Toda reproducción que no implique recombinación genética es, hablando biológicamente, asexual, prescindiendo de que el nuevo individuo se produzca vegetativamente (por escisión o por gemación) o a partir de un huevo sin fecundar.

Los modos de reproducción distintos de la sexualidad ortodoxa son mucho más raros en los animales que en las plantas. La reproducción vegetativa, como la gemación en ciertas colonias sésiles marinas y en organismos de agua dulce o la simple escisión en ciertos protozoos, turbelarios y anélidos, suele ser sólo una condición temporal. Normalmente alterna con fases o generaciones sexuales. Sin embargo, en ciertas especies no se ha demostrado de modo concluyente ninguna fase sexual. Las dos desviaciones más frecuentes de la reproducción bisexual (gonocórica) entre los animales son el hermafroditismo y la partenogénesis.

Hermafroditismo

El hermafroditismo, esto es, el tipo de sexualidad en el que un mismo individuo produce a la vez gametos masculinos y femeninos, está muy difundido en el reino animal. Su sentido exacto sigue oscuro a pesar de haberse discutido mucho (Alterberg, 1934). Sin embargo, es seguro que el hermafroditismo no equivale a una estricta reproducción dentro de una misma estirpe. En la mayoría de las especies hermafroditas hay numerosos mecanismos que reducen o eliminan por completo las probabilidades de autofecundación. De ellas, la más importante es el hermafroditismo sucesivo, denominado protandria o proteroginia, y designa una condición en la que las gónadas en un momento dado sólo producen gametos masculinos o sólo gametos femeninos, unos antes que los otros. Otro de tales mecanismos es la fecundación recíproca de la que el mejor ejemplo es el de los caracoles pulmonados. Considerando lo extendido que está el hermafroditismo entre los animales inferiores, sorprende los pocos casos que se conocen de hermafroditas de autofecundación forzosa. La mayoría de los casos registrados de autofecundación, parecen ser sólo un mecanismo que alterna con el de fecundación cruzada. El hermafroditismo con autofecundación ha sido, por ejemplo, registrado en los siguientes grupos: turbelarios (*Procerodes, Macrostoma, Opistoma*), céstodos (*Anthobothrium musteli* y otros muchos), trematodos (*Distomum cirrigerum*), cirrípedos (*Pollicipes cornucopia*), caracoles (*Lymnaea auricularis*), y nemátodos (*Rhabditis*, etc.).

El hermafroditismo suele considerarse una condición primitiva, y la

pérdida de un sexo, o más precisamente de una gónada, la condición derivada. Sin embargo, puede darse un buen argumento en favor de la secuencia evolutiva opuesta. De hecho, en los nemátodos del género *Rhabditis* pueden surgir bruscamente nuevas "especies" hermafroditas (por mecanismos cromosómicos desconocidos) en cultivos de especies bisexuales (Capítulo XV).

Sin embargo, está bien establecido que existen tendencias ambisexuales en casi todos los grupos de animales, incluyendo aquellos en los que los sexos están normalmente en individuos distintos. Excepto en los pocos casos de hermafroditismo con autofecundación, no hay pruebas de que el hermafroditismo afecte a la estructura de la especie. No conduce necesariamente a un cruzamiento más interno dentro de estirpes que la reproducción con sexos separados en individuos diferentes. Más bien, su significado parece ser que permite un aumento de la productividad general. La producción de huevos, en conjunto, requiere muchos más recursos metabólicos, y, con frecuencia, se observa que los individuos jóvenes de las especies hermafroditas producen gametos masculinos y los individuos mayores y más viejos producen gametos femeninos. Cabría esperar que la mayoría de los animales sésiles produjeran hermafroditas debido a que los individuos masculinos no son capaces de buscar las hembras activamente. No es así, como se ha demostrado en los corales, así como en los celentéreos y en las esponjas, en los que existen numerosos casos de separación de sexos. En muchos casos, el hermafroditismo es una condición extraordinariamente lábil. No sólo pueden darse diferencias entre especies íntimamente relacionadas, sino que su expresión puede variar geográficamente (Bacci, 1955b). Entre los vertebrados el hermafroditismo funcional es raro, pero ahora se ha establecido bien en varias especies de peces (Spurway, 1957; Clark, 1959; Mead, 1960; Schultz, 1961).

Una condición que corresponde al hermafroditismo está muy difundida entre los protozoos. El rejuvenecimiento de una clona que se reproduzca asexualmente depende en *Paramecium* de un proceso sexual que puede ser: 1) conjugación con un individuo de tipo de apareamiento opuesto (y normalmente de una clona diferente de la misma variedad); 2) autoconjugación, esto es conjugación con un individuo de la misma estirpe; o 3) autogamia, es decir formación de un núcleo de fecundación por la unión de los núcleos de los gametos masculinos y femeninos de un mismo individuo. Los ciliados se caracterizan por dos "rangos" de sexos. Aunque cada individuo hablando genéticamente es un hermafrodita, que produce gametos masculinos y femeninos, sin embargo la existencia de tipos de apareamiento facilita y favorece el cruzamiento fuera de la estirpe. La conjugación por cruzamiento externo sólo tiene prioridad si no hay oportunidad para que se produzca la autoconjugación o la autogamia (Sonneborn, 1957).

El término técnico en zoología para la separación de sexos es *gonocorismo.* Se ha sugerido que los términos botánicos dioecia y monoecia han sido sustituidos por los términos de los zoólogos hermafroditismo y gonocorismo. Tal sugerencia no parece justificada ya que la equivalencia no es estricta. La dioecia y la monoecia se refieren a esporofitas, mientras que el gonocorismo y el hermafroditismo son fenómenos relativos a individuos productores de gametos. La sexualidad en los animales sésiles que forman colonias está sumamente diversificada. En un extremo se encuentran los hidropólipos (por ejemplo *Diphyes acuminatus*) en que todos los individuos son gonocóricos y todos los individuos de una colonia pertenecen al mismo sexo. En el otro extremo están las colonias en las que todos los individuos son hermafroditas (ectoproctos, sinascidios). Entre estos extremos hay tipos (la mayoría de los sifonóforos, *Plumularia*) que son gonocoristas, pero en los que, una colonia, puede contener individuos de ambos sexos. El incluir o no tales casos en el hermafroditismo depende de la definición de "individuos". Todos los "individuos" de tal colonia forman parte de un solo individuo genético.

Los hermafroditas con fecundación cruzada tienen una estructura de especie que no se sabe que difiera de la propia de las formas gonocóricas. La autofecundación no sólo aumenta la cantidad de cruzamiento interno dentro de la estirpe, sino que permite que individuos aislados se constituyan en fundadores de nuevas poblaciones. Por ello podría dar lugar a un cambio en el potencial evolutivo. Desgraciadamente, no disponemos de buenos estudios taxonómicos sobre hermafroditas que se autofecunden y aún no sabemos hasta qué grado este modo de reproducción afecta la estructura de la especie y la especiación.

Cruzamiento estricto dentro de la estirpe

El hermafroditismo autofecundante no es el único modo de reproducción que se traduce en un cruzamiento dentro de la estirpe, estricto. Éste también se produce en los cruzamientos forzosos entre hermano hermana que se observan en algunos himenópteros parásitos que se reproducen en el interior del huésped, por ejemplo *Telenomus fariai* (Dreyfus y Breuer, 1944) en el gorgojo *Pediculopsis = Siteroptes* (Cooper, 1939) y entre los trematodos *(Didymozoon, Wedlia bipartita).* En tales casos parecen haberse abandonado todas las ventajas de la reproducción sexual. Resulta un misterio completo cómo haya podido establecerse tal curioso modo de reproducción por selección natural, pero es probable que tales excepciones se produzcan circunstancialmente en estas especies y que la variabilidad genética se restablezca por cruzamiento externo excepcional. De hecho, se sabe que en *Siteroptes* las ninfas surgen en condiciones de mucha humedad.

La probabilidad de la autofecundación disminuye mucho en las plantas por la difusión de genes con autoincompatibilidad (Grant, 1958). Tales mecanismos son raros en los animales, y al parecer sólo se han registrado en *Ciona intestinalis*. Sin embargo, los tipos de apareamiento en los ciliados (Sonneborn, 1957) corresponden a los factores de incompatibilidad en las plantas.

Partenogénesis

Con partenogénesis se designa el desarrollo de hijos a partir de huevos sin fecundar por gametos masculinos. Se verifica de dos formas, de las que sólo una tiene interés para nosotros, la partenogénesis diploide femenina (telitoquia). El otro tipo, la producción de machos haploides a partir de huevos sin fecundar (arrenotoquia), constituye una forma de determinación del sexo y su efecto principal sobre el sistema genético es que elimina en cada generación todas las deficiencias, los homocigotes letales, y otros factores que no sean viables en condición hemicigótica. Este macho haploide sólo ha surgido unas siete veces en toda la historia de los metazoos: cinco en los insectos, uan en los ácaros y una en los rotíferos (White, 1954).

La telitoquia, a la que llamaremos desde ahora simplemente partenogénesis, ha surgido repetidamente en los fila principales de animales. Se produce bien como condición opcional y estacional en animales que por lo demás se reproducen sexualmente, o bien es completa y se desconocen totalmente los machos. La partenogénesis completa sólo suele darse en alguna especie dentro de un grupo que por lo demás se reproduzca sexualmente. Los resúmenes más recientes son el de Suomalainen (1950) y el excelente análisis de los aspectos citológico y evolutivo de la partenogénesis de White (1954).

Desde el punto de vista citológico, podemos distinguir dos tipos de partenogénesis que, con White, denominaremos meiótico y ameiótico. La meiosis está totalmente suprimida en el tipo ameiótico, y, como las divisiones de maduración del huevo son semejantes en toda división mitótica, los hijos tienen una constitución genética igual a la de la madre, con la excepción de alguna mutación ocasional, génica o cromosómica. Como no hay ninguna recombinación, y sólo están expuestas a selección mutaciones dominantes, se produce una acumulación de mutaciones recesivas y de reordenaciones estructurales que conducen a una heterocigosidad creciente. Además, dado que el emparejamiento de los cromosomas se elimina a la vez que la meiosis, no existe ninguna barrera para que se establezcan varias irregularidades cromosómicas incluyendo la poliploidia. En consecuencia, la poliploidia está muy difundida en los grupos de animales que poseen partenogénesis ameiótica (véase Capítulo XV).

En el tipo meiótico de partenogénesis, la reducción cromosómica se produce durante la meiosis pero está compensada por el restablecimiento del número diploide de cromosomas en alguna fase ulterior del ciclo de vida. Hay tres o cuatro modos distintos de conseguir tal restablecimiento. O bien la primera división meiótica aborta (aunque vaya precedida por emparejamiento y entrecruzamiento) y la segunda división es una mitosis sencilla, o bien la meiosis es completa pero se fusionan dos pronúcleos complementarios de los cuatro (automixia). Incluso, aunque se produzca una pérdida continua de heterocigosidad por entrecruzamiento, al parecer ello no sucede necesariamente. Se impide por la fusión de los pronúcleos desiguales (o por el aborto de la división de reducción), pero, con más eficacia, por la selección continua en favor de los heterocigotes. Entre los grupos partenogenéticos meióticos la poliploidia ha surgido, análogamente, varias veces.

Se ha debatido en pro y en contra de considerar como sexual esta forma uniparental de reproducción. Utilizando una definición genética, en la que la recombinación genética es el criterio de sexualidad, se saca la conclusión de que la partenogénesis meiótica debe considerarse como reproducción sexual pero no la ameiótica. Hablando genéticamente, no existe ninguna diferencia entre la reproducción vegetativa de nuevos individuos y la reproducción por partenogénesis ameiótica.

La variación fenotípica de animales totalmente partenogenéticos se ha comparado contadas veces con la de los animales bisexuales (por ejemplo, Soumalainen, 1961). Como cada individuo y la clona a la que da lugar permanecen siempre independientes de todas las clonas emparentadas, cabría esperar que, por mutación, se produzca una divergencia genética constante entre clonas, que en último término se traduzca en una elevada variabilidad en las "especies" partenogenéticas. Algunas de las especies más polimorfas de las moscas de sierra británicas, *Mesoneura opaca* y *Eutomostethus ephippion*, son completamente partenogenéticas (Benson, 1950). Otras especies partenogenéticas parecen no tener mayor variación que las especies sexuales. La razón pudiera ser que la gran mayoría de las mutaciones son recesivas y no pueden hacerse homocigóticas si falta recombinación. La probabilidad de variación fenotípica es incluso menor en los tetraploides donde cada nuevo alele ha de competir con tres aleles de tipo salvaje.

La cantidad de partenogénesis en una especie varía con frecuencia geográficamente. En el milípodo *Polyxenus lagurus* la fracción de machos en las muestras de población disminuye de sur a norte: Francia, 41,6 por ciento; Dinamarca, 8,7 por ciento; Suecia, 5,6 por ciento; Finlandia, 0 por ciento (Palmén, 1949). La partenogénesis aumenta mucho la productividad porque cada gameto constituye un nuevo individuo. Permite la

rápida formación de poblaciones en habitats con una gran utilidad ecológica sumamente fluctuante.

La partenogénesis completa suele limitarse a una especie o género circunstancial dentro de un amplio grupo taxonómico. En los vertebrados, por ejemplo, se ha registrado, en estado natural, en los peces teleósteos, en los poecílidos (Hubbs y Hubbs, 1932; Haskins y col., 1960; Miller y Schultz, 1959; Schultz, 1961) y en *Coregonus* (Melander y Montén, 1950), también en los reptiles, en *Lacerta saxicola* (Darewski y Kulikowa, 1961) y en *Cnemidophorus* (Maslin, 1962). Los estudios en nemátodos, polillas psíquidas, lombrícidos, simúlidos, *Drosophila* y otros grupos de animales han mostrado con cuánta rapidez puede adquirirse la partenogénesis. Sin embargo, el único ejemplo que conozco de un gran grupo de metazoos en que todos los miembros muestren partenogénesis ameiótica completa es el orden Bdelloidea de rotíferos (Capítulo XV). La ausencia de un continuo perfecto de clonas, entre estas entidades taxonómicas de este orden, tal vez pueda explicarse por la eliminación secundaria de todas las clonas que, en la competencia, resulten inferiores. Tal vez sea ésta también la explicación para otros casos de discontinuidades entre especies partenogenéticas íntimamente emparentadas, como en los gorgojos de orla blanca (Buchanan, 1947) o los fásmidos de Nueva Zelanda del género *Acanthoxyla* (Salmon, 1955).

La partenogénesis completa plantea un problema taxonómico. El criterio ortodoxo de especie de cruzamiento no puede aplicarse, porque cada clona está aislada en la reproducción, no sólo en la especie parental sino de cada clona hermana. En cada caso debe decidirse cómo tratar taxonómicamente las clonas y las especies partenogenéticas. Cuando no existan diferencias morfológicas ni biológicas, tales clonas deben reunirse en una especie colectiva. Cuando una estirpe partenogenética se haya originado a partir de una especie bisexual por un acontecimiento cromosómico irreversible (por ejemplo, poliploidia) suele ser aconsejable considerarla una especie separada (gemela) aunque la diferencia morfológica sea ligera. Esta práctica se ha contrastado en la clasificación de la partenogénesis asociada con poliploidia en las lombrices de tierra, gorgojos, y polillas psíquidas.

La importancia evolutiva de la partenogénesis es que permite una especiación instantánea (véase Capítulo XV). Sin embargo, por el abandono de la recombinación genética, sólo se consigue una ventaja a corto plazo y, con la aparente excepción de los bdeloideos, virtualmente todos los casos de partenogénesis del reino animal tienen todas las señales de ser recientes. Aunque superficialmente parezca un tipo "más primitivo" de reproducción, la partenogénesis en animales recientes es evidente que deriva siempre secundariamente de la reproducción sexual.

La existencia de asexualidad entre animales

A veces se pretende que la mitad, o más, de las especies animales se reproducen por autofecundación o asexualmente. Un estudio de la literatura no confirma este aserto. La fecundación cruzada parece producirse regularmente incluso entre los protozoos, aunque habitualmente alterna con muchas generaciones de simple escisión o partición. La movilidad, que permite que se busquen las parejas activamente, da a los animales mucha más eficacia en la fecundación que la que se da en las plantas. Esto explica que el gonocorismo, junto con la sexualidad normal y la protección contra hibridación sea, por diferencia, el modo más frecuente de reproducción de los animales. También es ésta la razón de la ausencia en animales de muchos de los complicados métodos conocidos en las plantas para regular el grado de reproducción exterior (Stebbins, 1950). Las formas de asexualidad desempeñan, por ello, un papel mucho menor en los animales que en las plantas, en la producción de diferentes tipos de especie.

De pasada, puede mencionarse que se ha establecido recientemente la frecuencia con que se produce recombinación genética en células procariotas (virus, bacterias, algas verde azuladas), organismos sin núcleos ni meiosis bien definida (Potecorvo, 1958). Tal "meromixia" (Wollman, Jacob, y Hayes, 1956), en forma de "entrecruzamiento haploide", transformación y transducción, carece de la regularidad de la recombinación sexual genuina pero puede explicar la cohesión observada dentro de las "especies" de estos microorganismos. Hay mucho que comentar al punto de vista de Dougherty (1955) y de Stebbins (1960) de que la recombinación genética tenga tan alto valor selectivo y esté tan difundida entre los organismos más inferiores conocidos que debe haberse originado muy poco después de la vida misma y que toda forma de reproducción asexual actual debe ser una condición derivada incluso en los organismos inferiores. Sin embargo, en contra de estas afirmaciones, existen formas de asexualidad que parecen ser de condición primitiva. El problema de las especies, ni que decir tiene es mucho más difícil en estos procariotas que en ningún grupo del reino animal.

Ecología y tipo de especie

La relación de un animal con su medio es un factor importante en la determinación de la cantidad de reproducción exterior y de otros componentes de la estructura de la especie. Dado que cada especie difiere en su ecología de toda otra especie, podría decirse que cada especie es un "tipo de especie" distinta. Sin embargo, algunos factores ambientales afectan más que otros la estructura de la población y tienen por ello más influencia sobre el potencial evolutivo de la especie.

Frecuencia. Las especies raras difieren de muchos modos de las especies comunes (Haldane, 1932; Huxley, 1942). Aunque todo naturalista cree saber lo que es una especie rara, resulta muy difícil definir con precisión el concepto de rareza, que sólo puede hacerse con respecto a algo (Andrewartha y Birch, 1954). Una definición sencilla es: especie rara es aquella que tiene mucha menor frecuencia por unidad de área que otra especie del mismo género o de géneros próximos (sería absurdo expresar en la misma escala la rareza de animales tan diferentes como ballenas, aves y nemátodos del suelo).

Las especies raras suelen pertenecer a uno de estos dos tipos: o muy localizadas o muy especializadas. Las especies muy localizadas, como el estornino de Rothschild del noroeste de Bali *(Leucopsar rothschildi)* (Plessen, 1926) es, a veces, frecuente donde se encuentra pero está muy restringido. Algunas especies de peces de agua dulce están restringidos a un único arroyo o riachuelo y sin embargo pueden formar poblaciones de centenares o de millares de individuos (Miller, 1948; Clark, Hubbs y Springer, 1957). El pronóstico evolutivo de tales especies localizadas no puede considerarse muy favorable a menos de que se rompan las barreras que las confinan. En la mayoría de los casos una especie resulta rara porque se ha especializado mucho y encuentra en pocos lugares las exigencias de su especialización. El margen geográfico de tales especies se afecta muy fácilmente por barreras de distribución. Con frecuencia la especie consta de poblaciones aisladas que suelen ser lo bastante distintas entre sí para formar razas geográficas bien definidas. Por otra parte, las especies comunes muestran gran adaptabilidad. En consecuencia, una sola población puede ser capaz de ocupar muchos nichos ecológicos diferentes, y cada una de estas poblaciones puede mostrar tan gran variación fenotípica que no puedan delimitarse subespecies localizadas. Estas especies tienden a mostrar variación clinal. Existen todos los tipos de condiciones intermedias entre las especies muy raras y las muy comunes. Lo más interesante tal vez sea el caso de las especies que son muy raras algunos años y muy frecuentes en otros.

Es evidente que la rareza puede tener muy distintas causas y que, aunque con frecuencia se consideren ecológicas, en resumidas cuentas pueden ser genéticas. Stebbins (1942) cree que por su historia, las especies raras pueden clasificarse en dos tipos: "Uno es el de las especies que en tiempos fueron más comunes, extensas y ricas en biotipo que lo son hoy, de modo que su rareza actual se debe al vaciamiento de la reserva de variabilidad genética. El otro tipo es el de la especie que nunca fue frecuente sino que surgió de un grupo pequeño de individuos separado de una especie ancestral extendida". De este modo distingue dos clases de especies raras, "especies disipadas" y "especies insulares", suponiendo que todas las especies raras son genéticamente homogéneas. Este supuesto de que haya especies raras que no sean insulares sino vestigiales plantea numerosos problemas. ¿Qué les permite mantener su nivel de población en ausencia de "densidad" de población? ¿Por qué no disminuyen continuamente de número? (Algunas lo hacen, otras decididamente no.) ¿Cómo actúan los factores concurrentes en las especies raras en comparación de como lo hacen en las especies comunes? ¿Qué "depende de la densidad" en una especie rara?

La variabilidad mayor de la especie común y difundida se conoce al menos desde tiempos de Darwin. Al comienzo se prestó atención a los caracteres puramente morfológicos, pero como tales caracteres tienen una base genética, se extendió el problema a la variabilidad genética, y, de hecho, como lo han probado Fisher, Wright y otros, existe una gran acumulación de variabilidad genética en tales especies (Capítulo IX). Las consecuencias ecológicas de la gran variabilidad genética tienen considerable interés. Si cada genotipo de una población está algo especializado ecológicamente, cuantos más genotipos contenga una especie, tanto más versátil y más tolerante ecológicamente será. La variabilidad genética y la versatilidad ecológica forman entonces, un sistema que se refuerza mutuamente: cuanto más extendida esté y más común sea una especie, tanta más variabilidad genética puede almacenar, tanto más tolerante se hace ecológicamente, y tanto más ampliamente puede difundirse, etc. Sin embargo, la necesidad de una cooperación armónica entre genes durante el desarrollo establece un límite superior definido a esta acumulación de variación genética por una especie próspera (véase Capítulo X).

Características de habitat y utilización de él. La relación entre un organismo y el medio en que viva parece suficientemente importante para servir de base a una clasificación de los tipos de especies. Una, propuesta por Thoday (1953), distingue tres clases de especies:

1) Las que viven en un medio relativamente uniforme y estable por lo que no están expuestas a la selección en favor de su flexibilidad genética o fenotípica; tales especies se seleccionarán de modo primario por la estabilidad y por la adaptación a este medio uniforme;

2) Las que viven en un medio heterogéneo por lo que se seleccionan intensamente por la flexibilidad fenotípica, en especial si la duración de cada generación es larga.

3) Las que viven en un medio inestable por lo que se seleccionan muy fuertemente en favor de la flexibilidad genética, aunque la selección para esta flexibilidad genética será tanto menor cuanto mayor la flexibilidad fenotípica.

Un estudio de la variación ecológica en especies de animales muestra que se pueden reconocer aún más categorias, categorías basadas más en la reacción de las especies al medio que en el tipo de medio en el que viven.

Aunque existan probablemente algunas más, distingo cinco tipos principales de especialización ecológica:

1) Especialización para un nicho muy estrecho;

2) Amplia tolerancia de los individuos de la especie donde quiera que se encuentren, sin desarrollo de polimorfismo genético para facilitar la ocupación de los extremos del espectro ecológico ocupado;

3) Polimorfismo: presencia de varios morfos en la población adaptados a subnichos particulares (efecto de Ludwig);

4) Variación ecotípica: formación, dentro de cada área geográfica, de numerosas poblaciones localizadas que se especializan en subáreas ecológicamente diferentes y que no se borran por intercambio de genes con poblaciones adyacentes diferentemente especializadas;

5) Politipicismo geográfico: formación de razas geográficas como respuesta a la variación ambiental en la mayor parte del margen de la especie.

No es seguro que estas cinco categorías puedan deslindarse nítidamente. De hecho, es posible que, en ciertas especies, algunas de estas categorías se imbriquen, por ejemplo la 2) y la 4), o la 3) y la 4), o la 1 y la 5). Con excepción del polimorfismo de las ordenaciones de genes, nada se sabe de los sistemas genéticos que permiten que una especie responda a sus necesidades ecológicas de modo que pueda clasificarse en una u otra de las categorías mencionadas. Una extrema especialización es típica de muchos insectos y virtualmente se desconoce en las plantas superiores. La variación ecotípica es común entre las plantas, en particular entre las que tienen una reproducción interna especializada; pero es rara entre los animales. Se comprende aún mal el papel del polimorfismo fisiológico-ecológico que se encuentra en *Cepaea* y en *Drosophila*. Es posible que un mecanismo de conmutación genética bastante sencillo esté implicado en la producción de las múltiples diferencias de los varios mosquitos *Culex*. Hay pocas probabilidades de que el polimorfismo ecológico dé lugar a especiación en organismos diploides que se reproducen sexualmente. Los genes o cromosomas responsables del polimorfismo no pueden sacarse de los acervos de genes a que pertenecen sin una segregación espacial efectiva de poblaciones.



Conducta y tipo de la especie

Varios componentes de la conducta influyen sobre la cantidad de reproducción fuera de la población y sobre otras propiedades de población de la especie, que poseen significado evolutivo. Pueden citarse todos los mecanismos de aislamiento de la conducta así como la elección de habitat y alimento regulada por la conducta. Algunos de estos puntos se han tratado en un reciente simposio sobre conducta y evolución (Roe y Simpson, 1958). En este lugar consideraré exclusivamente dos elementos de conducta, el cuidado paternal y la movilidad.

El cuidado paternal y la sucesión de generaciones. La cantidad de cuidado paternal ejercido por una especie tiene gran importancia evolutiva. Un organismo que esté mal protegido contra el ambiente físico, o en el que los jóvenes estén mal protegidos, o, por último, que se enfrente con grandes fluctuaciones de sus recursos potenciales estará beneficiado por una gran producción de cigotes. Gran parte de la mortalidad será aselectiva, y la concurrencia intraespecífica tenderá a producirse sólo en ciertas fases del ciclo de vida. A la inversa, cuanto más protegido esté un organismo contra las vicisitudes del medio, tanto más se independiza del medio y tanto mayor resulta el papel de la concurrencia entre individuos coespecíficos. En estas circunstancias, ofrece mayor ventaja selectiva producir una descendencia bien equipada que mucha descendencia. Si existe mucha competencia para las hembras y un largo período de cuidado paternal, tendrá un alto premio selectivo el aumento de la duración de la vida. Esto vuelve a aumentar la competencia intraespecífica, y tiende a disminuir aún más el número de hijos. En lugar de una supervivencia (hasta la fase de adulto) de menos de uno por un millón, como se encuentra en muchas especies de invertebrados marinos, la supervivencia puede subir hasta uno por cinco o diez. Existe una tremenda diferencia entre los nematodos y otros pequeños invertebrados con una nueva generación cada pocos días y algunos grandes mamíferos y aves que sólo tienen un descendiente cada dos años y que requieren de 5 a 10 años para alcanzar la madurez. La selección natural se restringe mucho cuando dispone de tan pocos genotipos para la selección. Incluso estos dos extremos de sistemas genéticos de animales no difieren tanto entre sí como, entre las plantas, los árboles de larga vida con su inmenso número de semillas y los microorganismos de vida corta con una generación cada 10 minutos. Las especies con una lenta velocidad de renovación de generaciones y pequeño número de descendientes requieren mecanismos especiales para el mantenimiento de una elevada variabilidad genética, como son un aumento del número de cromosomas y de la velocidad de mutación. Existen, de hecho, indicios de una mayor velocidad de mutación en los mamíferos que en *Drosophila* y en *Drosophila* que en las bacterias.

Movilidad. La movilidad da a los animales un medio extraordinariamente flexible de ajustar la cantidad de reproducción fuera de la población. A diferencia de en las plantas, la dispersión en los animales es sólo parcialmente pasiva. La distancia media de la dispersión durante la fase de dispersión del ciclo de vida de un individuo está regulada, en parte, por características de conducta. Las costumbres sedentarias, la ocupación de territorio y la filopatría (ayudada por la capacidad de encontrar el alber-

gue) tienden a reducir la cantidad de dispersión al azar. La inquietud, inducida por varias influencias, puede provocar una dispersión a larga distancia de una proporción mayor o menor de la población.

En los animales la movilidad y la dispersión son los dispositivos más importantes para impedir la estricta reproducción dentro de la población. Además existen otros numerosos dispositivos que disminuyen las probabilidades de que se crucen hermanos y hermanas. Las puestas unisexuales se conocen en Sciaridae, Cecidomyidae, y en otros insectos (White, 1954). En muchos insectos los machos salen del huevo antes y se han dispersado antes de que las hembras de la misma puesta lo hayan hecho. En otras especies se retrasa la madurez sexual de los machos hasta después de su vuelo de dispersión. En los insectos fitófagos la reproducción con frecuencia se verifica sobre o cerca de las flores, a veces a considerables distancias de la planta huésped. La existencia de huéspedes intermedios para las fases larvarias de los parásitos facilita una amplia dispersión y desiguales velocidades de maduración de la descendencia de un individuo parental. Entre los animales superiores puede existir una barrera psicológica contra el emparejamiento de hermano y hermana, como se observa en los gansos del género *Anser*. Todos estos dispositivos reducen la probabilidad de conjugaciones intrafamiliares sin impedirlas totalmente.

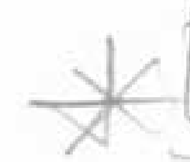


Sistema animal y tipos de especie

Tendría interés e importancia obtener datos cuantitativos precisos de los diversos tipos de especies en los diferentes fila y clases del reino animal. Desgraciadamente tal análisis cuantitativo todavía no es posible porque se sabe demasiado poco de la taxonomía de la mayoría de los grupos de animales y, en especial, de los animales inferiores donde se dan la mayoría de los tipos de especies más interesantes y aberrantes.

En algunos de los grupos mejor conocidos, como los insectos y vertebrados, se han encontrado diferentes pautas de variación en géneros y familias próximas. En algunas familias, más del 80 por ciento de las especies son politípicas. Mientras que en otros grupos casi todas las especies son monotípicas. Lo último parece suceder, por ejemplo, en *Acmaeodera*, género de coleópteros bupréstidos (Cazier, comunicación verbal) y en muchos Microlepidoptera (Munroe, 1951). Los géneros son grandes y mal definidos en algunas familias (por ejemplo, gorgojos, abejas solitarias, algunos dípteros); otras familias poseen números mayores de géneros claros, con frecuencia monotípicos, por ejemplo los coleópteros longicornios (Cerambycidae), o, entre las plantas, la familia de las Asclepiadaceae. Tendría interés conocer las razones de tales diferencias. Se ha sospechado de distintas características cromosómicas, pero no se ha demostrado. Hay muchos datos que señalan la gran importancia de factores ecológicos. Por ejemplo, la gran frecuencia de especies monotípicas entre las parulas norteamericanas (Parulidae) puede explicarse por las migraciones a larga distancia que remueven las poblaciones todos los años. Rensch (1933) ha señalado la importancia de la migración anual en la dispersión de los genes. Ahora bien, la migración no es la única causa, como lo demuestra la gran cantidad de variabilidad geográfica que muestran las Emberizidae migratorias (escribanos). Sin embargo, existen aves que viven sobre el suelo y que tal vez están más expuestas a la selección por animales de presa y por microclimas que las especies que viven en la copa de los árboles como la mayoría de las Parulidae. Una especie con costumbres generalizadas, como el escarabajo atigrado *(Cicindela)*, está expuesta a más factores selectivos, incluyendo diferencias regionales, que las especies limitadas a un solo huésped. El medio relativamente homogéneo puede explicar, en parte, la rareza de la variabilidad geográfica de muchos géneros específicos del huésped. Otro factor que contribuye a una definición clara de los géneros es la edad del grupo. Un grupo arcaico, como en las gimnospermas, tiene géneros mejor definidos que un grupo que evolucione activamente como los recientes pájaros canoros.

Sonneborn (1957) observó que, en los protozoos ciliados, varias características genéticas y de reproducción están correlacionadas con la estructura de la especie. La reproducción fuera de la población se verifica por individuos caracterizados por períodos largos de inmadurez y de madurez, lo que da oportunidades para la dispersión y para el hallazgo de una pareja de diferente tipo de conjugación. La velocidad de escisión es lenta y la duración de la generación se prolonga meses o años. El número de tipos de conjugación puede ser superior a dos, lo que aumenta la oportunidad de la reproducción cruzada. Los reproductores fuera de la estirpe suelen tener un margen amplio de distribución en latitud y longitud lo que indica una gran facilidad de dispersión y una considerable tolerancia ecológica. Los reproductores dentro de la estirpe muestran las condiciones opuestas. La mortalidad de los ex-conjugantes es superior en los reproductores fuera de la estirpe cuando se cruzan con consanguíneos y en los reproductores dentro de la estirpe cuando se cruzan con individuos procedentes de localidades distantes. La variedad 1 de *Paramecium bursaria* es la de un reproductor externo típico, mientras que las variedades 10 y 14 de *P. aurelia* son reproductores internos típicos. Otras especies de ciliados son algo intermedias (Sonneborn, 1957).



Diferencias entre las especies animales y vegetales

Algunas características de las especies animales resultan más obvias cuando se comparan con especies de plantas, ya que las especies de plan-

tas y de animales, aunque coincidan en algunos puntos, difieren en otros muchos. Stebbins (1950:71) destaca con mucha razón lo siguiente:

La generalización que resulta de estos ejemplos es que no podemos aplicar indiscriminadamente los criterios de las especies que se han desarrollado en un grupo, a las situaciones que existen en otros, en particular si los grupos están distantes y tienen modos muy distintos de vida. Esta generalización se aplica con fuerza particular a las tentativas de los zoólogos de reinterpretar las especies que han sido reconocidas por los botánicos, o a éstos cuando aplican a sus especies los patrones usados en el material animal. Los principios generales de la sistemática, así como de la evolución, deben basarse en un conocimiento lo más amplio posible de diferentes grupos de plantas y animales.

Varios autores han intentado registrar y volver a clasificar las diferencias entre animales y plantas que pueden afectar sus estructuras de especies. Estas comparaciones se basan sobre las plantas y animales superiores porque las formas inferiores en parte no se conocen bien y en parte forman una suerte de puente entre el abismo que separa ambos reinos. Algunas de las diferencias más importantes entre animales y plantas, basadas en gran parte en las experiencias de Turrill y col. (1942), Anderson (1937), Stebbins (1950) y Grant (1957), son las siguientes:

1) Como los animales son móviles y capaces de buscar su propio ambiente, la selección de habitat cuenta entre sus características importantes. Una planta de semillero, por otra parte, ha de tener éxito donde quiera que germine. Desde este punto de vista básico se deducen muchas consecuencias, algunas de las cuales luego se recogen. Explica por qué los animales tienen medios para ser más especializados, menos variables y con un fenotipo menos plástico. En las plantas, tiene mayor precio el almacenamiento de la variabilidad genética, de modo que, al menos, algunas de las plantas con gran número de semillas poseerán una combinación genética que garantice la germinación con éxito.

2) Los individuos, en los animales superiores, suelen ser unisexuales; en las plantas superiores, bisexuales.

3) La poliploidia es común y en cambio es rara la existencia de cromosomas sexuales diferenciados en las plantas superiores. Lo inverso sucede en los animales.

4) Los animales dispuestos a reproducirse se buscan entre sí activamente, en cambio las plantas utilizan intermediarios como insectos o el viento para transportar las androsporas a las plantas femeninas. En consecuencia, la esterilidad es un mecanismo de aislamiento mucho más importante en las plantas.

5) La hibridación interespecífica, incluyendo el recruzamiento con una de las especies parentales, es mucho más frecuente en las plantas que en los animales. Puede servir de mecanismo para llenar la variabilidad genética.

6) La mayoría de los animales tienen la capacidad de dispersarse activamente, mientras que la dispersión en las plantas es pasiva.

7) Existen menos tipos aberrantes de sistemas genéticos en los animales que en las plantas.

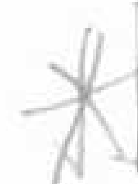
8) La plantas tienen una capacidad considerable de alterar su fenotipo como respuesta a las condiciones cambiantes del medio, como son luz, humedad, alimentación, etc. En la mayoría de los animales el genotipo sólo tiene un margen muy limitado de expresión fenotípica.

9) La especiación reticulada por alopoliploidia y por hibridación interespecífica es mucho más frecuente en las plantas que en los animales. En los animales superiores virtualmente falta.

10) El transcurso de la vida es muy corto en la mayoría de los animales, en los que sólo excede de dos años en muy contado número de especies. Entre las plantas se conocen grandes duraciones de vida, no sólo entre los árboles, por ejemplo en las famosas secoyas *(Sequoia)* sino también en muchos tipos de plantas que se reproducen vegetativamente. La reproducción sexual en organismos de larga vida tiene una significación diferente que en los animales de vida corta. En las plantas de larga vida, la reproducción sexual sirve de modo primario el propósito de crear nuevas combinaciones genéticas. En los animales cumple, además, la función de la supervivencia de la especie (Stebbins, 1950:182-186).

11) La directriz evolutiva principal entre las plantas es adaptarse mejor al medio; entre los animales independizarse del medio.

En vista de todas estas diferencias, la mayoría de las cuales tienen un fundamento ecológico, interesa destacar que las especies de animales y de plantas son, sin embargo, esencialmente similares. Las plantas y los animales son virtualmente idénticos en sus mecanismos genéticos y citológicos. Genetistas como Beadle, Demerec y Mather han saltado del estudio de un vegetal al de un animal y al contrario, y lo mismo han hecho algunos citólogos. No sólo los principios sino, incluso, la mayoría de los detalles de los mecanismos celulares son los mismos. Interesa destacar esta semejanza esencial entre plantas y animales en vista de las numerosas diferencias.



El significado de "tipos de especie"

La revisión de muchas características reproductivas, cromosómicas, ecológicas y de conducta por las que los tipos de especie difieren unos de otros confirma la opinión de muchos autores, entre los cuales cuentan Stebbins (1950), Dobzhansky (1951) y White (1954), que los disponen en una

escala entre dos extremos, reproducción interior y exterior. La cantidad media de diferencia entre los gametos que producen los cigotes de la siguiente generación depende, en gran parte, de la cantidad de reproducción externa. Además, este factor cambia con mucha más facilidad que los diversos mecanismos cromosómicos (estudiados en el Capítulo IX) que regulan la cantidad de recombinación dentro de un acervo de genes. Parece que el margen en el grado de reproducción exterior es mucho mayor en las plantas que en los animales, al menos en los animales superiores. Entre las plantas son frecuentes los dos extremos, la reproducción interna absoluta (= autorreproducción) y la extrema reproducción exterior (= hibridación con otras especies). En los animales superiores, ambos extremos son raros y la alternativa normal está entre una reproducción exterior moderada o alta. Dicho de otro modo, el tamaño del demo es lo único variable. Cuanto mayor sea el demo, a igualdad de las restantes circunstancias, mayor es la probable diferencia genética de los gametos que se fusionan. Los factores que determinan el grado de reproducción exterior (= el tamaño del demo) determinan, pues, la diferencia genética media de los gametos.

Los animales con reproducción exterior difieren de los que poseen reproducción interior de numerosos modos. El sistema total de reproducción de los animales que la poseen exterior está organizado de modo que acumulan y conservan la variación genética a fin de poseer un máximo de plasticidad ecológica y de flexibilidad evolutiva, pero a un precio, la producción de muchos recombinantes inferiores. Un animal con reproducción exterior puede estar tan bien amortiguado que se estanque evolutivamente. En el otro extremo, se encuentra la reproducción interior extrema que ha encontrado una combinación genotípica feliz, que permite el florecimiento en una situación ambiental especializada, pero también a un precio, la incapacidad de enfrentarse con un súbito cambio del medio. Una especie, pues, tiene que elegir entre una adaptación contemporánea óptima unida a una vulnerabilidad evolutiva considerable, y una flexibilidad evolutiva máxima unida a una producción pródiga de genotipos inferiores. Ninguna especie puede reunir las dos ventajas en un solo sistema. Cada especie consigue su peculiar compromiso entre los dos extremos y tiene su propia serie de dispositivos para conseguirlo. Para disponer de más flexibilidad, existen dispositivos en muchas líneas evolutivas que permiten el aumento o la disminución del grado de reproducción exterior según la necesidad. Uno de estos dispositivos es, por ejemplo, la determinación del sexo sumamente poligénico de *Asellus aquaticus*, descubierta por Montalenti (1960), que favorece la reproducción exterior en esta especie, que tiende a estar constituida por poblaciones aisladas sumamente localizadas. La reproducción exterior parece ser la condición original de los animales y se puede afirmar que toda forma muy extrema de reproducción interior (incluyendo las diversas formas de asexualidad) es una condición derivada.

La reproducción exterior, que supone flexibilidad genética, como afirma Stebbins (1950), está favorecida por los organismos grandes estructuralmente complejos que crecen lentamente, poseen escaso número de descendientes y viven en un ambiente generalizado. La reproducción interior, que supone fijeza genética, se ve favorecida por los organismos pequeños, estructuralmente sencillos, que crecen rápidamente, poseen gran número de descendientes y están más o menos adaptados a situaciones especiales. La mayoría de los animales poseen esencialmente reproducción exterior, la mayoría de los microorganismos reproducción interior.

Los diversos factores cromosómicos, reproductores y ecológicos no están seleccionados al azar, sino que se ajustan unos a otros para formar un sistema de reproducción unitario. Es difícil seguir la ruta por la que se han reunido las diversas características y se ha conseguido el éxito de una especie con reproducción exterior. Es mucho más fácil comprender la ventaja selectiva de muchos de los dispositivos de reproducción interior, porque, en el caso de la partenogénesis, casi siempre se traducen en una aceleración de la velocidad de reproducción. *Daphnia* en un lago en primavera, o un pulgón cuando brotan en primavera las nuevas hojas, o una bacteria que consigue invadir un nuevo huésped, han de multiplicarse lo más rápidamente posible para adelantarse a los competidores o al deterioro del medio. Una suspensión temporal de la reproducción sexual en estas formas tiene dos ventajas: puede perpetuarse inalterado un genotipo que tenga éxito sin destruirse por la reproducción sexual; pero lo que es más importante se hace doble la fecundidad. En lugar de "malgastar" la mitad de los cigotes en machos, incapaces de reproducirse por ellos mismos, todos los cigotes son hembras fértiles productoras de huevos. Este abandono temporal de la sexualidad es característico de organismos que invaden temporalmente nichos vacantes (lagos y vegetación en primavera). La vuelta a la reproducción sexual se verifica pronto, en cuanto el habitat se colma y las condiciones comienzan a estropearse.

Por otra parte, es bastante difícil establecer un modelo selectivo que explique el alargamiento del tiempo de generación, el alargamiento de fase inmatura, y muchas otras características de algunos de los animales con reproducción exterior. Un modelo conveniente lo brinda la explicación de Lack (1954b) de la ventaja selectiva del pequeño tamaño de nidada en las aves. La ventaja en muchos casos parece favorecer la población antes que el individuo. Finalmente, no debemos olvidar que la selección natural carece de poderes sobrenaturales. La enorme cantidad de extinción del mundo orgánico indica que la evolución no puede "planificar" porque la selección natural no puede sino ayudar a los genotipos habitual-

mente mejor adaptados sin consideración de la flexibilidad genética persistente.

La peor deficiencia en nuestro conocimiento actual es que hemos estudiado muy poco el sistema de reproducción de una especie como un todo. Temas como la pauta cromosómica, las facilidades de dispersión, el modo de reproducción, los ciclos de vida, las velocidades de mutación, y otros aspectos del sistema de reproducción se han estudiado individualmente, pero rara vez o nunca como componentes de un único sistema. El estudio de los sistemas de reproducción en los animales apenas ha comenzado, y sin embargo es lo que ofrece una base real para comprender los "tipos de especies".

El papel de la especie

El hecho de que el mundo orgánico esté organizado en especies parece tan fundamental que suele olvidarse la pregunta de por qué existen especies y cuál es su significado en el esquema de las cosas. No hay mejor modo de responder a esta pregunta que intentar concebir el mundo sin especies. Imaginemos, por ejemplo, un mundo sin especies que sólo constara de individuos que todos pertenecieran a un único "connubio". Cada individuo diferiría de cualquier otro en grado variable y cada individuo sería capaz de aparearse con los que fueran más semejantes a él. En tal mundo, cada individuo sería, por así decirlo, el centro de una serie de anillos concéntricos de individuos cada vez más diferentes. Los miembros de cada pareja serían por término bastante diferentes entre sí y se produciría una gran serie de tipos genéticamente diferentes entre su descendencia. Supongamos ahora que una de estas recombinaciones estuviera particularmente bien adaptada a uno de los nichos disponibles. Sería próspero en este nicho, pero cuando llegara el momento de aparearse, este complejo genético superior inevitablemente se rompería. No habría ningún mecanismo que impidiera tal destrucción de las combinaciones genéticamente superiores, y, por ello, no existiría ninguna posibilidad de perfeccionamiento gradual de las combinaciones genéticas. La importancia de las especies ahora se nos impone. El aislamiento en la reproducción de una especie es un dispositivo protector contra la ruptura de su sistema de genes bien integrado, coadaptado. Por la organización en especies de la diversidad orgánica se ha creado un sistema que permite la diversificación genética y la acumulación de genes favorables y de combinaciones de genes sin ningún peligro de destrucción del complejo de genes básico.

Capítulo XV

MULTIPLICACIÓN DE LAS ESPECIES

Uno de los aspectos más espectaculares de la naturaleza es su diversidad. Esta diversidad tiene la propiedad muy especial de no ser continua, sino de consistir en unidades discretas, las especies. Explicar el origen de estas especies es uno de los problemas principales en el campo de la evolución. El naturalista local no puede dar ninguna respuesta: de hecho, el misterio parece hacerse más oscuro cuanto más se estudia la relación de especies adimensionales entre sí. Invariablemente están separadas unas de otras por soluciones de continuidad sin puentes, como se ha mostrado en los Capítulos II-V. No sólo los naturalistas se estrellaron frente a este problema; las tentativas de los primeros genéticos de resolverlo también fracasaron, por estar dominados por conceptos tipológicos que les llevaban a intentar resolver el problema con ayuda de hipótesis de especiación instantánea que implican un solo individuo. La solución posible procede de una dirección muy distinta, a saber, del estudio de la estructura en poblaciones de una especie, que se muestra en los Capítulos VII-XIII. Este estudio aporta una gran suma de hechos nuevos que permiten progresos decisivos en este campo y, en particular, una formulación precisa del problema.

El verdadero sentido del término "origen de las especies" sólo se ha comprendido hace no mucho. No sólo fueron muy vagos a este respecto los evolucionistas anteriores a Darwin, sino que Darwin mismo parece haber considerado "origen de las especies" como sinónimo de "evolución de las especies" (Mayr, 1959a). Así, pues, confundió dos problemas esencialmente diferentes bajo el solo epígrafe de "origen de las especies". Darwin estaba interesado ante todo en demostrar el cambio evolutivo como tal. Este proceso fue correctamente denominado por Romanes (1897), la "transformación de las especies en el tiempo" y por Simpson (1944) "evolución filética". Es muy posible que existan cambios evolutivos sin multiplicación de especies. Una población aislada sobre una isla, por ejemplo, puede cambiar en el curso del tiempo desde la especie *a*, a través de las especies *b* y *c* en la especie *d* sin desdoblarse (Fig. XV-1). En último

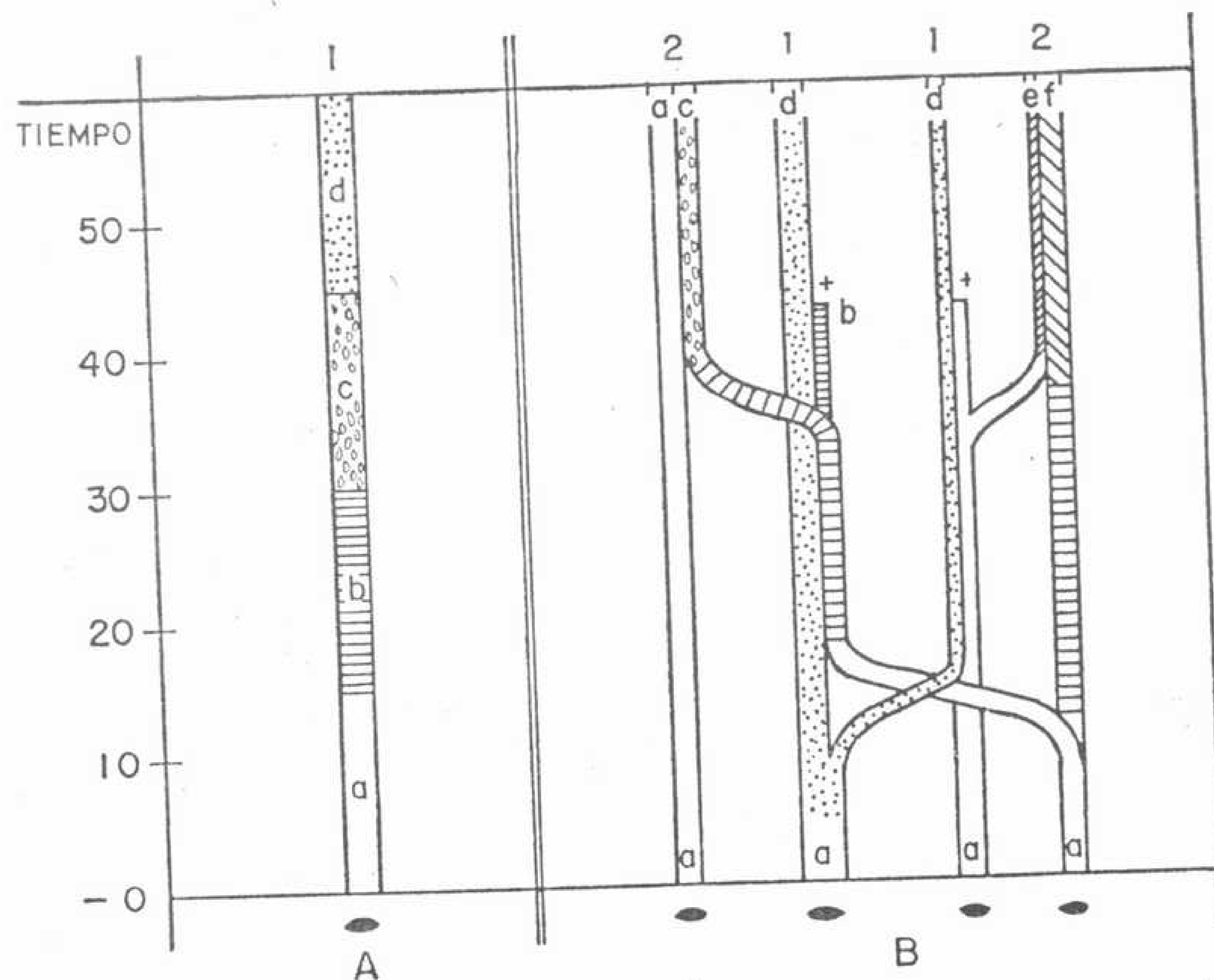


Fig. XV-1. *A* (a la izquierda) designa una isla sumamente aislada en la que una especie *a* cambia en el curso de tiempo geológico a través de *b* y *c* hasta *d*. *B* (a la derecha) indica un archipiélago con cuatro islas en las que una especie inicialmente monotípica *a* se fracciona en cinco especies por especiación geográfica y por colonización cruzada. (Según Mayr, 1949a.)

término, sólo existirá una especie en la isla como al principio. Esto se reconoció ya en 1888 por Seebohm:

> No existe ninguna razón para que la evolución no prosiguiera indefinidamente modificando una especie de generación en generación hasta que un mono preglacial se transformara en hombre sin haberse formado ninguna especie contemporánea secundaria. El origen de una segunda especie se impediría por hibridación. Mientras el área de distribución de la especie sea continua y no demasiado grande, el constante cruzamiento entre los machos de una familia y las hembras de otra distribuye las modificaciones hereditarias y transmisibles por toda la raza o especie; ésta puede avanzar o retroceder según las circunstancias, pero está impedida por el cruzamiento de dar origen a una segunda especie... En toda especie existe una tendencia a variar... las variaciones son hereditarias y acumulativas de modo que la evolución prosigue constantemente, aunque lentamente, de generación en generación.

Hay algunas pruebas en la literatura paleontológica de que tal evolución filética sin especiación se produce con alguna frecuencia en géneros monotípicos algo aislados. El aspecto esencial de este tipo de evolución es el cambio continuo genético y evolutivo dentro de las poblaciones que componen la especie, sin el desarrollo de aislamiento en la reproducción entre las poblaciones de la especie, y, en consecuencia, sin que ésta se fragmente en varias especies.

El otro proceso evolutivo es la verdadera especiación, o lo que Romanes en 1897 denominaba "la multiplicación de las especies en el espacio". Es el fraccionamiento de una especie originalmente uniforme en varias especies hijas. El modo normal de producirse tal multiplicación es el proceso denominado especiación geográfica que se estudiará en el Capítulo XVI. Sus aspectos genéticos se estudiarán en el Capítulo XVII y sus aspectos ecológicos en el Capítulo XVIII.

Mientras se creía que la "especiación" significaba simplemente cambio evolutivo, no se prestó gran atención al problema de si las especies tienen un solo modo o varios modos de multiplicarse. El interés por esta cuestión sólo se desarrolló después de habérselo planteado Moriz Wagner en 1868. Sin embargo, a pesar de las muchas discusiones ulteriores entre los partidarios de las teorías de la especiación por mutación, por especiación ecológica, y por aislamiento geográfico, el problema se ha ignorado en gran parte por los genéticos y por los biólogos experimentales. En todos sus escritos apenas la menciona T. H. Morgan e, incluso en 1930, la atención principal en las discusiones sobre el origen de las especies se dirigía al origen de diferencias genéticas más que a la genética de la discontinuidad. Sólo hoy comenzamos a entender el proceso de la especiación y además sólo el que se produce en contados grupos de animales. No conocemos todavía hasta qué grado pueden generalizarse nuestros descubrimientos. ¿Se producen en todos los grupos de animales los mismos modos de especiación? Huxley (1942) afirma que "los himenópteros difieren de los crustáceos en sus modos de especiación, y los corales de los vertebrados superiores" pero no dice en qué. Puede tener razón, pero es también probable, que las nuevas especies de vertebrados, de himenópteros y de crustáceos, se originen exactamente del mismo modo en lo que respecta a los fenómenos de población. Y en lo que respecta a las diferencias de reconstrucción cromosómica, existe también una considerable independencia de la jerarquía taxonómica.

Modos de especiación

El rápido progreso de los últimos veinticinco años ha hecho adelantar mucho nuestra comprensión y ha llegado el momento de discutir críticamente los diversos modos posibles de especiación. Huxley (1942) enumera tres tipos de especiación: geográfica, ecológica y genética. Estos criterios de clasificación no están bien escogidos porque permiten categorías imbri-

cadas: toda especiación geográfica, por ejemplo, es a la vez ecológica y genética; toda especiación ecológica es también espacial y genética. Una breve clasificación preliminar en cuatro modos de especiación ha sido propuesta por Mayr (1942:187) y otra más complicada, con diez, por Sewall Wright (1949a). Me parece que ninguno de estos esquemas plantea claramente las divisiones básicas. La clasificación de Sewall Wright se basa sólo en dos criterios principales: 1) si la nueva especie surge de una especie ancestral o de más de una y 2) "el tamaño de la población de que se origina la nueva especie". Esta clasificación incluye categorías que se superponen parcialmente y los modos de especiación no se ordenan por importancia.

¿Cuál sería, pues, una clasificación más satisfactoria? Sin duda la mejor sería la basada en una cuidadosa comparación de los modos de especiación de todos los tipos de animales, desde los protozoos más bajos a los vertebrados superiores. Esto no puede hacerse porque lo ignoramos todo de la especiación en los animales inferiores. Todo lo que sabemos de la especiación (es decir, del origen de las discontinuidades) en todo grupo de animales se basa, en último término, en una investigación taxonómica. Pero la taxonomía de los animales inferiores está muy lejos de permitir generalizaciones. De hecho, precisamente los grupos que pudieran tener las pautas más interesantes de especiación son los peor conocidos taxonómicamente. Incluyen: *a*) animales que están especializados ecológicamente, como parásitos especialistas en la alimentación (monófogos), simbiontos, animales marinos, y *b*) animales con modos no ortodoxos de reproducción, como partenogénesis, hermafroditismo autofecundante, reproducción vegetativa, o alternaciones complicadas de generaciones (véase también Capítulo XIV). La estructura de la población en tales especies puede ser muy diferente de la de una especie con reproducción biparental normal. Hay una gran necesidad de efectuar más trabajo taxonómico y de estudiar mejor la estructura de poblaciones en estos grupos aberrantes de invertebrados y microorganismos. Hasta que no se terminen tales estudios, es muy posible que se pasen por alto importantes modos de especiación.

La especiación significa la formación de especies ("especificación", como decía Darwin). Retrospectivamente, resulta evidente que gran parte de los razonamientos del pasado sobre los modos de especiación se debe a la aplicación de una sola palabra "especie" a tres conceptos muy diferentes (Capítulo II). Si tenemos en cuenta la existencia de estos tres conceptos de especie y consideramos la mayoría de los diez modos posibles propuestos por Sewall Wright (1949a) llegamos a una clasificación revisada (Tabla XV-1) que utiliza tres criterios principales: 1) adición de nuevas poblaciones aisladas (III) o no (I, II) en la reproducción; 2) origen instantáneo por individuos (III A) u origen gradual por poblaciones (III B);

TABLA XV-1. *Modos posibles de originarse las especies*

- I. Transformación de las especies (especiación filética).
  - 1. Transformación autogénica (debida a mutación, selección, etc.).
  - 2. Transformación alogénica (debida a la introgresión de otra especie).
- II. Disminución del número de especies (fusión de dos especies).
- III. Multiplicación de las especies (verdadera especiación).
  - A. Especiación instantánea (por individuos).
    - 1. Genéticamente.
      - *a*) Mutación singular en "especies" asexuales.
      - *b*) Macrogénesis.
    - 2. Citológicamente, en especies parcial o totalmente sexuales.
      - *a*) Mutación cromosómica (translocación, etc.).
      - *b*) Autopoliploidia.
      - *c*) Anfiploidia.
  - B. Especiación gradual (a través de poblaciones).
    - 1. Especiación simpátrida.
    - 2. Especiación semigeográfica (véase Capítulo XVII, pág. 535).
    - 3. Especiación geográfica.
      - *a*) Aislamiento de una colonia, seguido de la adquisición de mecanismos de aislamiento.
      - *b*) Extinción de los eslabones intermedios en una cadena de poblaciones de la que las terminales han adquirido ya aislamiento en la reproducción.

I2, II y IIIA2*c*) pueden dar lugar a evolución reticulada.

y 3) presencia o ausencia de aislamiento geográfico de las poblaciones que se diversifican en especies. La combinación de posibilidades de diversos modos dan lugar a los doce modos potenciales. Nos proponemos en este capítulo discutir dónde y en qué extensión se verifican de hecho estos modos de especiación en el reino animal.

Transformación de las especies

VERY IMPORTANT

La transformación evolutiva de una especie se denomina "evolución filética", "modificación en el tiempo" o "modificación por la descendencia" (Darwin). Tal transformación es completamente independiente del origen de las discontinuidades y no conduce a la multiplicación de las especies. Es fácil imaginar cómo una especie muy aislada podría evolucionar, en el curso del tiempo geológico, gradualmente, pasando a ser una especie muy diferente sin dar lugar a ninguna especie adicional durante este período. La existencia de tales cambios temporales se ha admitido incluso por antievolucionistas muy conocidos como von Baer y Cuvier. Es compatible con la historia de la creación del Génesis.

Cuando un paleontólogo habla de la especiación suele pensar en este tipo de evolución filética. Y Darwin, bajo el epígrafe algo equívoco *On the Origin of Species*, estudió principalmente la modificación por la descen-

dencia. En tanto que Darwin y la mayoría de los primeros mendelianos no distinguieron claramente entre los dos procesos, el del cambio evolutivo y el de la ramificación de los linajes evolutivos, se ha tendido recientemente cada vez más a restringir el término "especiación" al proceso que conduce a la multiplicación de las especies por ramificación de las líneas filéticas.

El cambio genético que conduce a una evolución filética en un linaje puede ser *autogénico* (producido por mutación, recombinación, selección, etcétera) como se ha estudiado en los Capítulos VIII y XVII o puede ser *alogénico*, producido por la incorporación de genes procedentes de una especie diferente. Anderson (1953) cree que todo cambio evolutivo importante se debe a introgresión, pero esto evidentemente no es verdad en los animales superiores. En ellos la introgresión es rara y probablemente despreciable como factor evolutivo (Capítulo VI). Los mecanismos de aislamiento entre especies verdaderas de animales suelen ser lo bastante eficaces para impedir la infiltración de genes. Cuando se produce la introgresión, además, sus efectos son ligeros debidos a la fuerte selección en contra de combinaciones inarmónicas de genes.

Fusión de dos especies

El grado más extremo de introgresión sería la fusión total de dos especies. Tal fusión, por así decirlo, es lo inverso de la multiplicación de las especies. Como las especies son poblaciones aisladas en la reproducción, la fusión de dos especies implica, en conjunto, una contradicción lógica. Sin embargo, circunstancialmente, un previo aislamiento en la reproducción puede romperse, y fusionarse dos especies simpátridas que antes eran distintas. Esto sucede con más facilidad en especies cuyos mecanismos de aislamientos fueran primariamente ecológicos.

La frecuencia de este hecho es muy debatida. La mayoría de los casos citados en la literatura permiten diferentes interpretaciones. La fusión secundaria de dos subespecies previamente aisladas es, sin duda, un fenómeno corriente en las aves y en otros animales (véase la Hibridación alopátrida, Capítulo XIII). De hecho, la mayoría de los casos denominados de fusión de "especies" son, en realidad, casos de un cruzamiento de subespecies, mezquinamente definidas como especies. La perplejidad semántica es evidente. En lo que respecta a las aves no conozco una sola especie cuya mejor interpretación sea la fusión de dos especies previamente existentes. El ánade de las Marianas *(Anas oustaleti)*, como ha demostrado Yamashina (1948), es una población híbrida del ánade real, migratorio *(Anas platyrhynchos)* y del pato gris *(Anas superciliosa)*. Esta fusión está restringida a una sola localidad, muy aislada, mientras que las dos especies parentales han conservado completa integridad en más del 99,9

por ciento de sus márgenes geográficos respectivos. El caso de *Pardalotus ornatus* de Australia es muy sugerente (Hindwood y Mayr, 1946) pero insuficientemente analizado (Cooper, 1961). Tal vez el caso más próximo a una fusión real de dos especies de aves sea el de los dos pinzones americanos *Pipilo eythrophthalmus* y *P. ocai* descritos en el Capítulo VI. Este caso y otros varios discutidos en tal capítulo demuestran que la ruptura del aislamiento y consiguiente fusión es una posibilidad que hay que tener en cuenta.

Patterson y Stone (1952) postulan un origen híbrido para la *Drosophila americana*, debido a que une ordenaciones de genes de *D. novamexicana* y *D. texana*. Pero la esencial semejanza cromosómica de las poblaciones occidentales de *D. americana* con *D. novamexicana* y de las orientales de *D. americana* con *D. texana* sugiere una interpretación diferente (Mayr, 1957c; Fig. XV-2).

El lago Burdur de Anatolia contiene una población híbrida de ciprinodontos que pueden ser el producto de la fusión de dos especies parentales. Sin embargo, las especies *Anatolichthys splendens* y *A. transgrediens* no son de origen híbrido (Villwock, 1958), en contra de afirmaciones anteriores.

Todo taxonomista conoce especies que reúnen características de dos especies próximas. Es completamente inadmisible, en vista de la base sumamente poligénica de los caracteres taxonómicos y de la estabilidad del epigenotipo (especies gemelas), considerar tal interposición como prueba de origen híbrido. Ross (1958) utiliza esta interposición morfológica como prueba del origen híbrido de varias especies de cigarra *(Erythroneura)*, pero no consigue demostrarlo convincentemente. Todas las pruebas disponibles indican que el origen de una nueva especie por la fusión completa de dos especies parentales es un acontecimiento sumamente raro entre los animales superiores.

Todavía menos probable es el origen de una nueva especie por la fusión de segmentos de dos especies parentales junto con la persistencia de estas especies parentales. Tal proceso se ha postulado en una serie de casos, pero quienes lo proponen olvidan que tiene que resolver los dos problemas que siempre se dan en la especiación, a saber, la adquisición de compatibilidad ecológica y la de aislamiento en la reproducción. Si las dos especies parentales están tan poco aisladas en la reproducción que produzcan híbridos, su aislamiento en la reproducción con los híbridos resultantes aún será menor. El problema es, pues, segregar tal población de híbridos y mantenerlos segregados hasta que hayan adquirido su aislamiento en la reproducción. Ningún mecanismo se conoce que pueda hacerlo excepto el aislamiento geográfico.

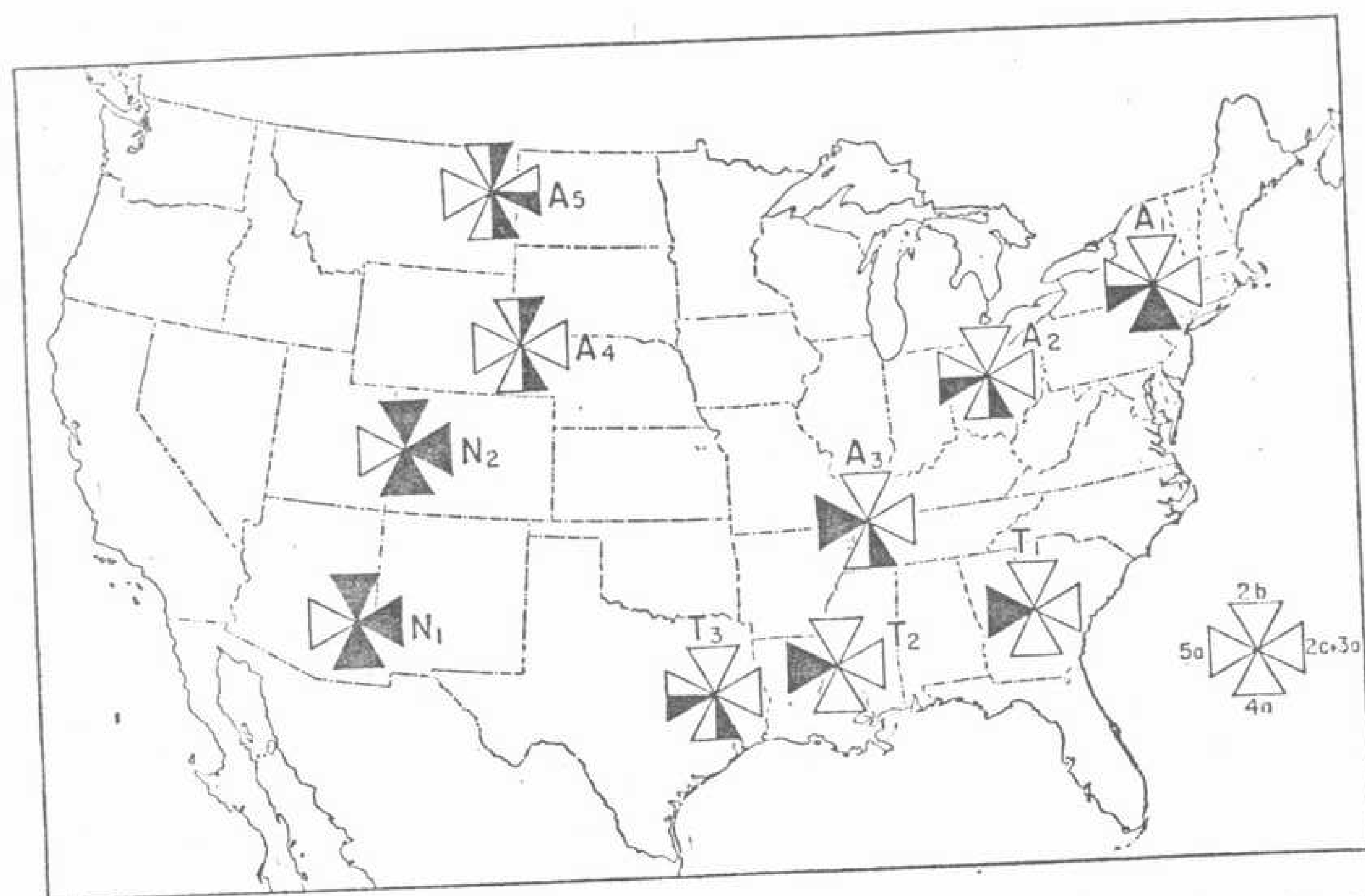


FIG. XV-2. Distribución de algunas ordenaciones de genes en *Drosophila americana* (A_1-A_5), *D. texana* (T_1-T_3) y *D. novamexicana* (N_1-N_2). La presencia de las inversiones *2b*, *2c* + *3a*, *4a* y *5a* se indican por brazos negros; la falta, por brazos blancos (clave a la derecha). Un brazo semilleno indica polimorfismo. Las poblaciones occidentales de *americana* (A_4, A_5) poseen las ordenaciones de genes de *novamexicana*; las poblaciones orientales (A_1, A_2, A_3), las de *texana*. (Según Mayr, 1957c).

MULTIPLICACIÓN DE LAS ESPECIES

El término "especiación", en su sentido moderno, restringido, significa el desdoblamiento de una sola especie en varias, es decir la multiplicación de las especies. El problema del origen de discontinuidades entre especies se hace más preciso si se recuerda el significado de la palabra "especie". Una especie es una población aislada en la reproducción. El problema de la multiplicación de especies consiste, pues, en explicar cómo una población natural se divide en varias que estén a su vez aisladas en la reproducción, o, con más generalidad, explicar el origen de una población natural que esté reproductivamente aislada de una especie preexistente.

Las tentativas de encontrar una respuesta a este problema han dado lugar a muchas polémicas vivas; la historia de algunas se discutirá en el Capítulo XVI. Ahora parece que hay nueve modos posibles de multiplicarse las especies (Tabla XV-1). El número exacto depende, sin duda de los principios de clasificación empleados. El resto de este capítulo se dedicará a discutir estos diversos modos de especiación.

Especiación instantánea

La especiación instantánea puede definirse como *la producción de un solo individuo* (o la descendencia de una sola pareja) *que esté aislada en la reproducción de la especie a la que pertenece el tronco parental y que sea capaz reproductiva y ecológicamente de establecer una población de nueva especie.*

Esto es lo que podríamos denominar el concepto ingenuo de especiación. Era el que prevalecía entre los primeros investigadores en el campo. Si se pregunta a una persona lega cómo se origina una especie nueva, podría decir que una especie súbitamente segrega de sí uno o varios individuos que constituyen el tronco ancestral de una nueva especie. Los mendelianos primeros sostenían puntos de vista análogos. De Vries decía (1906:VII), "La teoría de la mutación supone que se forman nuevas especies y variedades a partir de las formas existentes mediante ciertos saltos. El tipo parental permanece intransformado durante este proceso y puede dar origen repetidamente a formas nuevas". Todavía en 1922 afirmaba Bateson que el problema de la especiación seguía sin resolver: "La producción de un híbrido indudablemente estéril a partir de padres completamente fecundos, que proceden de un mismo origen común es el acontecimiento que esperamos". Evidentemente no podía pensar en otra posibilidad más que en la especiación instantánea. Sin embargo, en conjunto prevalece la opinión de que las especies son poblaciones y las poblaciones especies nuevas no fundadas normalmente por individuos aislados. Sin embargo, en qué grado esto sería posible se discutirá en las secciones que siguen.

Especiación instantánea a través de una mutación ordinaria. La mutación es un fenómeno tan frecuente relativamente que, en un animal superior con más de 10 000 loci de genes, casi cada individuo puede portar una nueva mutación. Tales mutaciones simplemente aumentan la heterocigosidad de una población, pero no dan origen a una nueva especie a pesar de De Vries. Toda mutación que afecte drásticamente la conducta reproductiva o la ecología será seleccionada en contra si disminuye la viabilidad, o desplazará el alele original si tiene una viabilidad superior. En ningún caso dará origen a discontinuidades.

Es evidente que las mutaciones ordinarias no pueden producir nuevas especies que se reproducen sexualmente. Sin embargo, la situación es diferente con los animales uniparentales que se reproducen asexualmente. Nos enfrentamos aquí con la incertidumbre de tener que definir la especie sin ayuda del criterio de aislamiento en la reproducción. Una solución frecuente, particularmente en botánica (pelosilla; *Hieracium*; oxiacanta, *Crataegus*; etc.), es considerar cada clona morfológicamente distinta como una microespecie. Si esto es así, una sola mutación puede, de hecho,

producir una nueva "especie". Tal "especiación" morfológica puede ser incluso más frecuente entre los hongos y bacterias que entre las plantas superiores. La mayoría de los autores prefieren una solución distinta que denominar a las clonas especies. Incluso aunque entre estirpes existan diferencias morfológicas que no estén comunicadas por flujo de genes, suele existir tanta concordancia morfológica entre estas estirpes que está justificado tratarlas como componentes de una especie colectiva (Mayr, 1953a).

Una situación similar, aunque desconocida entre los animales superiores, supone una clara posibilidad entre los animales inferiores donde están difundidas varias formas de reproducción uniparental. Desgraciadamente no hay ni un solo caso bien analizado taxonómicamente. Las estirpes de especies colectivas ofrecen numerosos problemas: ¿Qué forma de competencia existe entre las estirpes? ¿Con qué frecuencia y en qué circunstancias tales estirpes se extinguen? Si existe una mutación continuada en tales estirpes, ¿por qué no da lugar con más frecuencia al desarrollo de especies plenas distintas morfológicamente? ¿Por qué tales estirpes permanecen arracimadas constituyendo una especie colectiva? ¿De qué fuente reciben la variabilidad genética que les permite enfrentarse con la selección natural y continuar evolucionando? ¿Es posible que una fase sexual se produzca en tales especies en circunstancias excepcionales que facilite una igualación del contenido de genes de las diversas estirpes divergentes? Actualmente no podemos sino confesar nuestra completa ignorancia para responder a estas cuestiones.

Ciertos fenómenos entre los rotíferos, cladóceros y nemátodos sugieren la existencia circunstancial de tal especiación asexual. Entre los problemas más arduos cuenta la especiación en el orden de rotíferos Bdelloidea. En este gran orden no se ha encontrado con certeza ni un solo macho a pesar de haber sido investigado a fondo y de analizar muestras grandes. Una extinción secundaria de toda la especie sexual parece improbable. Por ello resulta razonable suponer que la especie ancestral misma era partenogenética. Esta especie ancestral evolucionó dando más de 200 especies, unos 20 géneros y unas 4 familias. Si nuestro supuesto es válido, todo eso se verificó sin el provecho del aumento de variación genética generada por reproducción sexual. Uno se pregunta por el mecanismo cromosómico que han inventado los bdeloides que les permite evolucionar de un modo que normalmente sólo consiguen las especies sexuales. La naturaleza meiótica de la partenógesis se ha demostrado al menos para una especie (Hsu, 1956).

Entre los nemátodos parece que también se conoce especiación instantánea. Como descubrió Maupas y después confirmó Osche (1952), se producen circunstancialmente en cultivos de la especie sexual *Rhabditis papillosa* individuos hermafroditas neoténicos que concuerdan con la descripción de *R. caussaneli* Maupas y en cultivos de la especie sexual *R. producta* surgen individuos de la especie hermafrodita *R. duthiersi*. En otro género, *Diplogaster*, observó casos similares Hirschmann (1951). Aquí la especie sexual *D. l'heritieri* circunstancialmente produce individuos de la especie hermafrodita *D. biformis* Hirschmann. Sin embargo no se ha hecho análisis cromosómico hasta ahora en ninguno de estos casos y nada puede decirse del modo de especiación (Osche, 1954). Todos estos casos de "especiación" espontánea de nemátodos descritos en la literatura resultan de hermafroditas neoténicos capaces de reproducirse sin fecundación. Una producción espontánea de especies gemelas gonocóricas (muy frecuentes en los nemátodos) es sumamente improbable y nunca se ha demostrado. La mayoría de las especies conocidas de nemátodos libres son uniformes (monotípicas) por todo su margen geográfico y a veces cosmopolitas, aunque gran parte de su amplia distribución es de suponer que sea un artefacto de una dispersión pasiva por el hombre. La especiación geográfica sigue siendo el modo más probable de especiación en los nemátodos, aunque aún sin pruebas que lo apoyen.

Muchos casos similares de especiación instantánea mutativa, particularmente los que implican formas partogenéticas o hermafroditas autofecundadas (Capítulo XIV) se encuentran dispersos por la literatura. En muchos casos puede implicarse poliploidia. Sin embargo, no conozco un solo casi bien analizado que implique una especie biparental que se reproduzca sexualmente.

Una situación especial presentan las especies en que alternan generaciones sexuales y asexuales (partenogenéticas, etc.). En los afídidos (pulgones) y cladóceros *(Daphnia)*, por ejemplo, una hembra partenogenética dará origen a una clona, todos cuyos miembros tendrán las propiedades genéticas de la madre que la funda. Cada clona difiere genéticamente y con frecuencia también morfológica y fisiológicamente de todas las demás clonas. Después de una serie de generaciones uniparentales todas estas clonas vuelven al acervo común de genes de la especie. Potencialmente esta alternación de modos de reproducción facilita una posibilidad para que se origine bruscamente una nueva especie durante el período asexual. Sin embargo existen numerosas dificultades. Los organismos partenogenéticos suelen no ser homocigotes sino encontrarse en un estado de heterocigosidad equilibrada, que se mantiene incluso en los casos de partenogénesis meiótica (Dobzhansky, 1951; White, 1954). Es improbable que el nuevo tipo, cuando vuelva a la sexualidad, esté aislado en la reproducción y sea ecológicamente compatible con el tipo parental de modo que estará sometido a todas las dificultades de la especiación simpátrida (que consideraremos luego). Kinsey (1936) estudió las avispas de agallas *(Cynips)* en las que la alternación de las generaciones sexual y partenogenética indica que muestran el mismo tipo de variación geográfica que los organismos que se reproducen exclusivamente de modo sexual.

La reproducción vegetativa resultaría una condición tan favorable para la especiación instantánea como la partenogénesis. Sin embargo, esta forma de reproducción sólo se presenta en algunos de los grupos inferiores de animales, como esponjas, celentéreos (hidroides), turbelarios y briozoos, grupos cuya taxonomía es demasiado insegura para estudiar la especiación. Cuando la forma de ramificación constituye un carácter taxonómico importante, por ejemplo en los hidroides y en los graptolitos, una sola mutación somática puede producir en un paso una alteración considerable del fenotipo. Sin duda, tal mutación no produce una nueva especie porque los gametos no están aislados, en la reproducción, de los producidos por el tipo de crecimiento "parental". Sólo cuando una fase sexual se elimina completamente, tal mutación somática puede conducir a la producción de una nueva morfoespecie. Debe distinguirse claramente entre un cambio del fenotipo y una reorganización del acervo de genes. Los cambios en el fenotipo, con frecuencia son bruscos, como sucede a veces en el polimorfismo y en el caso de inversiones y de translocaciones cromosómicas. La reorganización del acervo de genes, necesaria para que la especiación se logre, nunca es brusca (excepto en el caso de la poliploidia).

Especiación por macrogénesis

El brusco origen de nuevas especies, de nuevas categorías, o más generalmente de nuevos tipos por alguna forma de salto se ha denominado macrogénesis (Jepsen, 1943). Antes de haberse comprendido bien la naturaleza y la estructura de la especie y antes de conocerse como hoy la genética de la especiación, la hipótesis de la macrogénesis era una de las teorías más difundidas de la especiación y del origen de las categorías superiores. Constituye una consecuencia lógica de la interpretación tipológica de las categorías sistemáticas. Los partidarios de la macrogénesis consideran, explícita o implícitamente, que el individuo es la unidad real de la evolución y creen que tales individuos pueden experimentar una reconstrucción genética principal. Cada individuo es, pues, potencialmente una especie incipiente o incluso una categoría superior. Entre los biólogos modernos que han defendido en mayor o menor grado teorías de macrogénesis cuentan Goldschmidt (1940, 1948a, 1952a,b), Schindewolf (1936, 1950a), Petrunkevitch (1952) y Willis (1940, 1949). Inherente a la teoría de la macrogénesis es que no puede demostrarse ya que, evidentemente, resulta imposible ser testigo del salto principal, en particular del que consigue simultáneamente el aislamiento en la reproducción y la incompatibilidad ecológica. Para defender esta teoría, los partidarios de la macrogénesis deben probar de modo primario la imposibilidad de la especiación gradual y del origen gradual de las categorías superiores. En lo que se refiere a la especiación esta pretensión es refutará en el Capítulo XVI, y en lo que

respecta al origen de las categorías superiores en el Capítulo XIX. En este capítulo nos limitaremos a señalar errores en los argumentos presentados por los defensores de la macrogénesis y a demostrar la inverosimilitud de los mecanismos que propugnan.

El origen de nuevos tipos. Los defensores de la macrogénesis consideran que el argumento principal de su tesis es el "hecho" de que todos los nuevos tipos aparecen bruscamente y de repente en la escena evolutiva. Estos tipos no están conectados con los tipos ancestrales por formas intermedias, según ellos, y no pueden derivarse por evolución gradual. Rensch (1960a), Simpson (1953a), y Heberer (1957) han demostrado lo equivocado de esta afirmación. A medida que ha avanzado nuestro conocimiento de las formas fósiles, ha sido posible demostrar, caso tras caso, cómo un "tipo" ha podido resultar de otro preexistente. El registro fósil, sin duda, es muy incompleto en particular entre los primeros invertebrados de cuerpo blando. Sin embargo, entre los organismos con partes duras procedentes de los períodos geológicos, en que el registro fósil es más completo, se han ido encontrando sucesivamente los denominados eslabones perdidos. Hamann escribió en 1892 que era una clara imposibilidad anatómica que los mamíferos procedieran de los reptiles. Pero actualmente se han encontrado tantos eslabones intermedios que ha llegado a resultar imposible establecer una separación clara de las dos clases (Simpson, 1959b). Los "eslabones perdidos" entre la mayoría de las categorías principales de vertebrados se han encontrado en los 100 años transcurridos desde Darwin. Es muy notable si se considera que dado el número total de especies que han debido existir en todo momento (Simpson, 1952b; Cailleux, 1954) y el de especies fósiles descritas por los paleontólogos, resulta que hasta la fecha sólo se ha descubierto una de cada 5 000 especies. Como Heberer (1947) ha mostrado, las lagunas en nuestros linajes filogénicos están invariablemente correlacionados con lagunas en el registro fósil.

Algunos saltos postulados están basados en el supuesto de que las velocidades evolutivas son esencialmente invariantes. Si las aves, por ejemplo, no presentan ningún cambio evolutivo esencial desde el Cretáceo hasta hoy, se hace hacia atrás una absurda extrapolación que remonta a una fecha absurda el origen de las aves. Si tomamos el caso de los murciélagos, en el que el primer murciélago conocido procedente de la época Eocena apenas difiere de los murciélagos modernos, Simpson señala que por este sistema de extrapolación el origen de los mamíferos antecedería al origen del mundo. Todo lo que sabemos de las velocidades evolutivas muestra claramente lo desiguales que son y, más específicamente, con qué rapidez se cruza el valle entre una cima adaptativa y otra. Quien postule velocidades evolutivas uniformes ha de llegar a conclusiones absurdas.

Los partidarios de la macrogénesis creen que un nuevo tipo se crea

más o menos en su forma final, como una nueva clase o filum y que se subdivide en familias, géneros y especies por evolución subsiguiente. El filósofo Schopenhauer ha reducido inconscientemente este supuesto al absurdo. Hizo notar que el problema del origen de una nueva categoría superior era fácil. Decía que los padres producen normalmente un individuo como descendencia. Para tener nuevas categorías superiores, los padres simplemente tenían que producir una nueva especie, un nuevo género orden, clase o filum. La evolución para este tipólogo no era nada más que una treta categórica. Algunas de las teorías recientes del origen de las categorías superiores mediante "monstruos con porvenir" no difieren en principio de tal absurdo filosófico. Discutiremos en el Capítulo XIX con cuánta claridad este supuesto está refutado por los hechos reales. Siempre que se originan nuevos tipos, son virtualmente idénticos a los tipos de que han surgido. Los primeros artiodáctilos eran condilartros en todo menos en la articulación del tarso. Cuando apareció por primera vez en escena el orden de los carnívoros, los géneros que después dieron origen a varias familias se asemejaban más entre sí que los géneros extremos dentro de una sola famila de los carnívoros recientes. Archaeopteryx, el primer ave, era en lo esencial un reptil con excepción de sus plumas. Hay muchas formas aberrantes en todo orden, clase o filum de animales. Alguna de ellas puede hacerse algún día progenitora de nuevos tipos de animales y entonces se transferirá a la categoría taxonómica que impongan estos tipos. La delimitación y el rango de las categorías sistemáticas superiores son en lo esencial subjetivos y no pueden constituirse en base de una teoría evolutiva.

El mecanismo de la macrogénesis. Goldschmidt es el único partidario moderno de la macrogénesis que especifica cómo enfoca la especiación y el origen de las categorías superiores por macrogénesis. Sin embargo, en los escritos de otros representantes de esta escuela resalta que su modo de pensar es similar. En lo esencial están todos de acuerdo en que la producción de un nuevo tipo por una reconstrucción genética completa o por una "mutación sistemática" principal es el acontecimiento crucial. Tal acontecimiento producirá un "monstruo con porvenir", como Goldschmidt lo denominó, que llegará a ser el antepasado de un nuevo linaje evolutivo. La existencia de monstruosidades genéticas por mutación, por ejemplo los mutantes homeóticos de *Drosophila*, es muy verdadera, pero son tan notorios abortos que todos estos monstruos sólo pueden calificarse por su "falta de porvenir". Están tan mal compensados que no pueden tener la más ligera probabilidad de salvarse de la selección estabilizadora. Si se diera a un mirlo las alas de un halcón no volaría mejor. De hecho, con todas las cualidades restantes de mirlo, probablemente no podría volar. Como regla general, de la que todo genético y criador podría dar numerosos ejemplos, cuanto más drásticamente una mutación afecte el fenotipo, tanto más probable es que reduzca la adaptación. En su crítica de la especiación gradual utiliza la analogía de un mosaico de mármol con miles de piezas. Pretende que sería muy poco probable mejorar el cuadro solamente cambiando las piezas individuales de mármol. Me parece que este símil se opone mucho más a la hipótesis de la mutación sistemática. Lo que Goldschmidt pretende hacernos creer es que uno puede dispersar las piezas del mosaico con una escoba gigante sobre la superficie del suelo y de este modo conseguir un nuevo cuadro mejor. Uno de sus críticos ha señalado que creerlo equivale a creer en milagros.

Los individuos son miembros de poblaciones. Goldschmidt ignora completamente la relación entre el individuo monstruoso y su población parental. El hallazgo de una pareja conveniente para el "monstruo con porvenir" y el establecimiento de un aislamiento reproductivo con respecto a los miembros normales de la población parental representan, en mi opinión, una dificultad insalvable.

Tan difícil como el anterior es el problema de la frecuencia. La mutación sistémica está condenada a resultar destructora prácticamente siempre porque produce una combinación genética no armoniosa, no viable. Para producir el antepasado ocasional de una nueva especie, un nuevo género, y a mayor abundamiento un nuevo tipo de un orden superior, las mutaciones sistémicas tendrían que producirse a una velocidad prodigiosa, de modo que tal vez se produzca un monstruo con porvenir de cada millón de monstruos desahuciados. Sobre esta base cabría esperar que un elevado porcentaje de los individuos de una especie fueran monstruos. Sin embargo, la observación demuestra que tales abortos son relativamente raros, demasiado raros para tener importancia evolutiva. Donde se puede hacer un análisis genético se demuestra que las mutaciones sistémicas en el sentido de Goldschmidt no se producen. Además, como Heberer (1957) señala, las mutaciones sistémicas habrían de tener la misma frecuencia en todos los períodos geológicos y la probabilidad de la producción de nuevos fila debería ser tan grande en la era Cenozoica como en el período Pre-Cambriano. Ahora bien, los hechos no están de acuerdo con este supuesto.

Si existiera una producción constante de individuos que fueran nuevas categorías superiores, fila, órdenes, clases, familias y géneros y sólo después se fraccionaran en las categorías inferiores incluidas, habría que esperar que tales individuos se produjeran en la naturaleza con considerable frecuencia. Pero ¿dónde están los monstruos con porvenir que son fila y no se han fragmentado aún en clases, dónde los que son clases y no se han roto en órdenes, etc.? Lo que observamos en la naturaleza es que las poblaciones naturales se agrupan en especies y que las especies se agrupan en categorías superiores.

Las objeciones a la teoría de la macrogénesis son tan numerosas y

demuestran tan claramente que la teoría carece de base que sería contrario al principio científico de la parsimonia (al filo de navaja de Occam) discutir más tiempo ninguna teoría de la evolución por saltos, excepto las que estén bien apoyadas por hechos como son la poliploidia, la hibridación, el desplazamiento de sexualidad y las reordenaciones cromosómicas que luego se discutirán en el Capítulo XVII.

La especiación mediante cambios cromosómicos principales

Entre los citogenéticos primitivos estaba muy difundida la creencia de que la reordenación cromosómica era el paso esencial en la especiación. La especiación cromosómica como alternativa de la especiación geográfica no es una hipótesis válida. Sin embargo, se han acumulado pruebas de que la formación de mecanismos de aislamiento en ínsulas geográficas puede facilitarse por reorganización cromosómica. El problema se discutirá en el Capítulo XVII.

Poliploidia

El único modo de especiación instantánea establecido inequívocamente es la poliploidia. La poliploidia es la multiplicación del número normal de cromosomas. Si, por ejemplo, el número de cromosomas diploide normal ($= 2n$) de una especie es 14, todos los múltiplos de 7 superiores a 14 son poliploides. Los individuos con tres dotaciones de cromosomas ($3n$) se denominan triploides; con $4n$, tetraploides; con $6n$ hexaploides; con $8n$, octoploides; etc.

Se distinguen dos tipos de poliploides que tienen una significación bastante distinta en la evolución: autopoploides y alopoliploides (o anfiploides). Un autopoliploide surge cuando más de dos dotaciones cromosómicas haploides de una sola especie participan en la formación del cigote; un alopoliploide tiene dotaciones cromosómicas de dos especies. Normalmente un alopoliploide surge de la duplicación de cromosomas en un híbrido. Se sabe demasiado poco de los poliploides animales para determinar los que son auto y los que son alopoliploides. Considerando la rareza de la hibridación en los animales es probable que la alopoliploidia sea relativamente menos frecuente en los animales que en las plantas.

La poliploidia está muy extendida entre las plantas y es uno de los mecanismos importantes de especiación en el reino vegetal (Stebbins, 1950). Probablemente más de un tercio de todas las especies de plantas han surgido por poliploidia, aunque el fenómeno es raro en algunos grupos de plantas, como en las coníferas y tal vez en los hongos.

La importancia de la poliploidia entre los animales, en particular entre los animales que se reproducen sexualmente, sigue siendo objeto de controversia. La mayoría de los autores están de acuerdo en que es rara. Casi todos los casos probados se dan en especies que han abandonado la reproducción sexual en favor de una partonegénesis permanente o en hermafroditismo autofecundado. La causa de la rareza de la poliploidia entre los animales no se acaba de entender. Entre las razones aducidas las siguientes parecen las más fundadas.

1) *Descompensación de la determinación del sexo.* En la mayoría de los animales el sexo está determinado por un equilibrio de factores sexuales, habitualmente distribuido entre cromosomas sexuales y autosomas (véase White, 1954 que trata el tema de modo exhaustivo). Como señaló Muller (1925) existen muchos individuos descompensados, y por consiguiente más o menos estériles, entre la descendencia de poliploides con cromosomas sexuales. Si los cromosomas sexuales de los padres son *XXXX* (♀) y *XXYY* (♂), existirán tantos individuos XXXY en la descendencia que la selección discriminará duramente contra la supervivencia de este poliploide. La validez de estos argumentos se ha puesto en duda considerando la existencia de poliploidia en especies dioicas de plantas (*Salix* y otras). Es posible producir experimentalmente una estirpe tetraploide estable a partir de la planta bisexual normalmente dioica *Melandrium album.* Se ha podido seleccionar una estirpe de esta planta con la constitución de cromosomas sexuales *XXXY* (♂) y *XXXX* (♀). Pero esto sólo ha sido posible gracias a que los factores determinantes del macho en el cromosoma singular Y eran más fuertes que los factores femeninos de los tres cromosomas *X* reunidos. En los animales el equilibrio parece mucho más delicado y está copulado con suficientes efectos de compensación de dosificación para caracteres ligados al sexo o limitados al sexo (Muller, 1950b) para ser completamente trastornados por tal desigualdad en el número de cromosomas *X* e *Y* en los machos. Potencialmente, debe ser más fácil establecer estirpes poliploides cuando el sexo esté determinado, no por un equilibrio de factores, sino por un solo gene. Siempre que este gene exista, cualquiera que sea su dosis, producirá el sexo heterogámico. La sola perturbación que la poliploidia causaría en tal caso sería el trastorno de las razones de los cocientes del número de ambos sexos, dado que el sexo heterogámico sería, al menos al comienzo, mucho más frecuente que el homogámico. La razón normal de sexos podría restablecerse por cualquier factor que disminuya la viabilidad de los gametos *YY* (Darlington, 1953). El sexo en algunos grupos de peces está determinado, al parecer, por un solo locus (Winge, Gordon y otros) y probablemente no es mera coincidencia que se haya encontrado alguna poliploidia en peces (véase luego).

2) *Gonocorismo.* Al contrario que la mayoría de las plantas, en que la misma flor produce gametos masculinos y femeninos, los individuos animales suelen tener un solo sexo. Un animal poliploide surgido de nuevo,

tendría dificultades en encontrar una pareja, inconveniente que entre las plantas sólo existirá en las especies con fecundación cruzada forzosa. La baja frecuencia de poliploidia entre los tremátodos digenéticos, los moluscos pulmonados y otros grupos de hermafroditas en los que se produce autofecundación (o al menos es posible), puede indicar que esta dificultad no es la razón primaria de la rareza de la poliploidia en los animales. Sin embargo, la autofecundación puede ser, de hecho, muy rara en estos grupos, lo que invalidaría este argumento.

3) *Dificultades de desarrollo.* Stebbins (1950) sugiere que la poliploidia interfiere con la diferenciación celular en los animales pero no en las plantas cuyo proceso de desarrollo es mucho más sencillo. Sin embargo, la gran frecuencia de poliploidia entre los animales partenogenéticos (White, 1954) indica que estos factores de desarrollo probablemente no tengan gran importancia.

Como consecuencia del principio de Muller (descompensación de la determinación del sexo) cabría esperar que la poliploidia se diera principalmente en grupos en que la reproducción sea hermafrodita, partenogenética, o vegetativa (Suomalainen, 1958). Desgraciadamente, la mayoría de los grupos de animales en que se dan estas formas de reproducción se conocen muy mal citológica y taxonómicamente. Lo poco que se sabe ha sido revisado con autoridad por White (1954) de modo que no es necesario exponerlo aquí con detalle.

Entre los hermafroditas las pruebas de poliploidia son las siguientes: aunque la autofecundación es común entre ciertos géneros de moluscos pulmonados, en particular *Lymnaea*, los solos ejemplos positivos de poliploidia encontrados hasta la fecha han sido en *Paludestrina jenkinsi.* Ni en las tenias (céstodos) ni en los tremátodos disgenéticos se ha encontrado poliploidia, pero ésta no es rara en los turbelarios y anélidos. El caso de la especie de triclado *Dendrocoelum infernale* (Steinmann) puede servir de ejemplo típico (Aeppli, 1952). Morfológicamente esta especie ($2n = 32$) se asemeja íntimamente a la especie simpátrida *D. lacteum* Müller ($2n = 16$). La única diferencia importante es que *D. infernale*, que se ha adaptado a vivir en cavernas y en torrentes alpinos, ha perdido sus ojos, señal de que la separación de *D. lacteum* no es muy reciente. El tetraploide *infernale* tiene menor número de células pero mayores que los individuos *lacteum* del mismo tamaño. Existe una serie de diferencias fisiológicas entre estas especies. La temperatura preferida por *D. infernale* es 6°, la preferida por *D. lacteum* 17°. Las dos especies difieren también en su resistencia al choque térmico y a ciertos productos químicos. Cuando ambas especies se mantienen en sus temperaturas preferidas *D. infernale* es más resistente al alcohol y *D. lacteum* a la glicerina. El análisis de los cromosomas indica claramente que está implicada la autopoliploidia, y no la alopoliploidia. *Dendrocoelum infernale* satisface todas las exigencias de

una especie genuina pero, con seguridad, ha surgido por poliploidia. Sin embargo, su reproducción puede haberse verificado por pseudogamia (Benazzi, 1957).

Se han registrado otros casos de poliploidia (en general en asociación con partenogénesis) en otros turbelarios. En las lombrices de tierra (Lumbricidae), la poliploidia está también extendida entre las especies partenogenéticas. Los miembros de esta familia son, en lo esencial, hermafroditas con fecundación cruzada, y se ha establecido claramente por varios autores, en particular por Omodeo (1951, 1952) que la poliploidia se produce también en algunas especies que se reproducen sexualmente. No se sabe todavía si esta poliploidia se ha establecido por partenogénesis o por hermafroditismo con autofecundación. Los obstáculos habituales que se oponen a la poliploidia faltan en los grupos hermafroditas, puesto que en ellos no existen cromosomas sexuales y la diferencia entre la gónada masculina y la femenina se determina durante el desarrollo. Lo que más sorprende en la poliploidia entre los grupos hermafroditas es su rareza. No es fácilmente explicable a menos de suponer que la autofecundación sea muy rara.

La poliploidia está mucho más difundida en los grupos con partenogénesis. Se ha observado en el branquiópodo de aguas salobres *Artemia salina*, en el isópodo terrestre *Trichoniscus coelebs*, en el ortóptero locústido *Saga pedo*, en las polillas psíquidas *Solenobia* y otros géneros, en gorgojos de las subfamilias Otiorrhynchinae y Brachyderinae, en las lombrices de tierra, y en particular en los simúlidos y quironómidos. Para detalles y referencias nos remitimos a White (1954) y Basrur y Rothfels (1959). Se ha discutido algo en qué extensión tal poliploidia es una "especiación". En la mayoría de los casos como en *Trichoniscus, Solenobia*, gorgojos y las lombrices de tierra, la poliploidia produce formas bien definidas que se consideran unas veces como "razas" y otras como "especies", principalmente según sea el grado de diferencia. Sin embargo, más importante que la diferencia morfológica es el hecho de que el derivado poliploide con mucha frecuencia difiere manifiestamente del padre diploide tanto en la ecología como en la distribución. Así, el diploide *Trichonyscus elisabethae* se encuentra en el sur de Francia sólo en habitats montañosos húmedos, mientras que el triploide derivado, *T. coelebs*, vive en eriales cálidos a lo largo del Mediterráneo. Todavía más interesante es el caso de *Solenobia* (Seiler, 1946, 1961) en el que existen tres "razas", un diploide sexual, un diploide partenogenético y un tetraploide partenogenético. Aunque se superponen en muchas regiones, manifiestan claras preferencias regionales. La forma sexual se encuentra principalmente cerca del borde de la última glaciación y cerca de los "nunataks" a lo largo de la vertiente norte de los Alpes. Los tetraploides se encuentran en los valles superiores en los Alpes septentrionales y a lo largo de toda la vertiente de los Alpes

meridionales. El Jura suizo está habitado casi exclusivamente por los diploides partenogenéticos. Se han encontrado diferencias ecológicas semejantes entre los gorgojos y las lombrices de tierra.

La poliploidia también se ha observado en el tipo especial de partenogénesis que a veces se denomina ginogénesis (o pseudogamia). En un cierto número de especies de nemátodos, planarias y lombrices de tierra el huevo sólo se desarrolla si penetra en él un gameto masculino. Sin embargo éste degenera y, en sentido genético, no se verifica fecundación. Nunca se ha observado, hasta ahora, poliploidia en los nemátodos partenogenéticos, pero se observa en varios géneros de turbelarios, como lo muestra la obra de Benazzi y escuela y la de Dahm (1958). La autopoliploidia puede encontrarse entre protozoos (Wenzel, 1955).

Resulta, pues, evidente que la poliploidia se ha establecido claramente en todos los grupos con partenogénesis permanente y que se traduce en la producción de especies que, por un ensayo puramente biológico o taxonómico, se considerarían especies genuinas. De hecho, podemos decir que la poliploidia ha llegado a ser el método principal de especiación en unos pocos de estos grupos especializados. Por ejemplo, en las lombrices de tierra hasta el 70 por ciento de las especies encontradas en una región dada pueden haber surgido por poliploidia. En los turbelarios y en ciertos grupos de gorgojos el porcentaje de poliploides es, análogamente, apreciable. Parece bien fundado (Suomalainen, 1950) que en todos estos casos la partenogénesis ha precedido a la poliploidia. La mayoría de los poliploides son autoploides, pero en algunos casos se ha señalado alopoliploidia. Sin embargo, la situación es muy diferente de la anfiploidia vegetal (Stebbins, 1950). La alopoliploidia en los animales suele producirse por la fecundación de un óvulo partenogenético diploide o tetraploide por una espermatozoo haploide, lo que se traduce en un poliploide $3n$ ó $5n$. Todavía no es seguro que éste sea el origen de los dípteros triploides, o que sean autopoliploides surgidos de la fusión de 3 productos haploides meióticos en un óvulo (Basrur y Rothfels, 1959).

Pseudopoliploidia en animales. Después de que los botánicos descubrieron que casi la mitad de las plantas son poliploides se inició una investigación activa de la poliploidia en los animales. Durante un tiempo casi toda diferencia en el número de cromosomas entre especies emparentadas se consideró señal de poliploidia. Antes de recoger en una lista los casos bien establecidos parece prudente señalar algunas fuentes de error posibles.

a) *Fusión cromosómica.* Un error frecuente es suponer que el mínimo número de cromosomas en una serie de especies relacionadas es el más primitivo y que de él derivan los números superiores. Algunas investigaciones sugieren que lo opuesto es lo verdadero en muchas especies de animales. Entre los copépodos Harding (1950) encontró que las especies más primitivas tienen el máximo número de cromosomas y lo mismo sucede dentro de subórdenes (por ejemplo, los Cyclopoida). Los isópodos más primitivos tienen 28 cromosomas haploides y este número se reduce con independencia, por fusión, a 8 en varias líneas no relacionadas (*Asellus*, Trichoniscidae, Epicaridae) (Vandel, 1947). La fusión misma, a primera vista, parece un fenómeno bastante sencillo, pero hay algunas dificultades citológicas que todavía no se han resuelto por completo. En la mayoría de los animales (excepto en los que poseen cromosomas en metafase muy condensados redondos) se pueden distinguir, en la metafase, cromosomas en forma de bacilo o en forma de V (o de J). Esta forma está determinada por la posición del centrómero (= cinetocoro), que es (sub—) terminal en los cromosomas de forma bacilar ("acrocéntricos"), y que se encuentra en algún lugar a lo largo del cromosoma ("metracéntrico") en los cromosomas en forma de *V* (Fig. XV-3). Por una translocación (y subsiguiente pérdida de un centrómero) dos cromosomas bacilares pueden fusionarse en un solo cromosoma *V*. Los dos brazos del nuevo cromosoma *V* corresponden exactamente a los dos previos cromosomas bacilares. La significación de tales fusiones centrales se reconoció, por primera vez, por Robertson (1916), que destacó que el número de brazos de cromosomas principales permanece casi constantemente en muchos grupos ("regla de Robertson"). Matthey (1949) denomina el número de brazos de cromosomas el N. F. (*número fundamental*). Un caso particularmente instructivo de los efectos de la fusión central sobre el número de cromosomas fue descrito por Staiger (1954). En poblaciones híbridas entre una forma $n = 13$ y una $n = 18$ del prosobranquio marino *Thais lapillus* se pueden encontrar individuos en los que, durante la meiosis, 5 cromosomas metacéntricos se emparejen con 10 cromosomas acrocéntricos, lo que demuestra claramente el modo de originarse los metacéntricos (Fig. XV-3). Es evidente que el número de cromosomas mismo no puede aceptarse como prueba absoluta de poliploidia. Una especie con $2a$ cromosomas no es necesariamente un poliploide de una especie próxima con a cromosomas; la especie a puede tener a cromosomas V procedentes, por fusión céntrica, de una especie con $2a$ cromosomas bacilares. Tal interpretación con frecuencia puede demostrarse comparando el N. F. o el contenido nuclear de ácido desoxirribonucleico.

Una disminución en el N. F. puede interpretarse bastante fácilmente por translocación y pérdida de un centrómero junto con la pérdida de porciones genéticamente inertes (o no indispensables) de brazos de los cromosomas (White, 1954). Un aumento en el N. F. es más difícil de explicar porque implica un aumento en el número de centrómeros. Se discute si puede conseguirse por desdoblamiento de un centrómero, porque este proceso no explica el origen de un nuevo telómero, que al parecer también se necesita. Se necesita un fragmento más de cromosoma que facilite un centrómero y dos telómeros (White, 1957b).

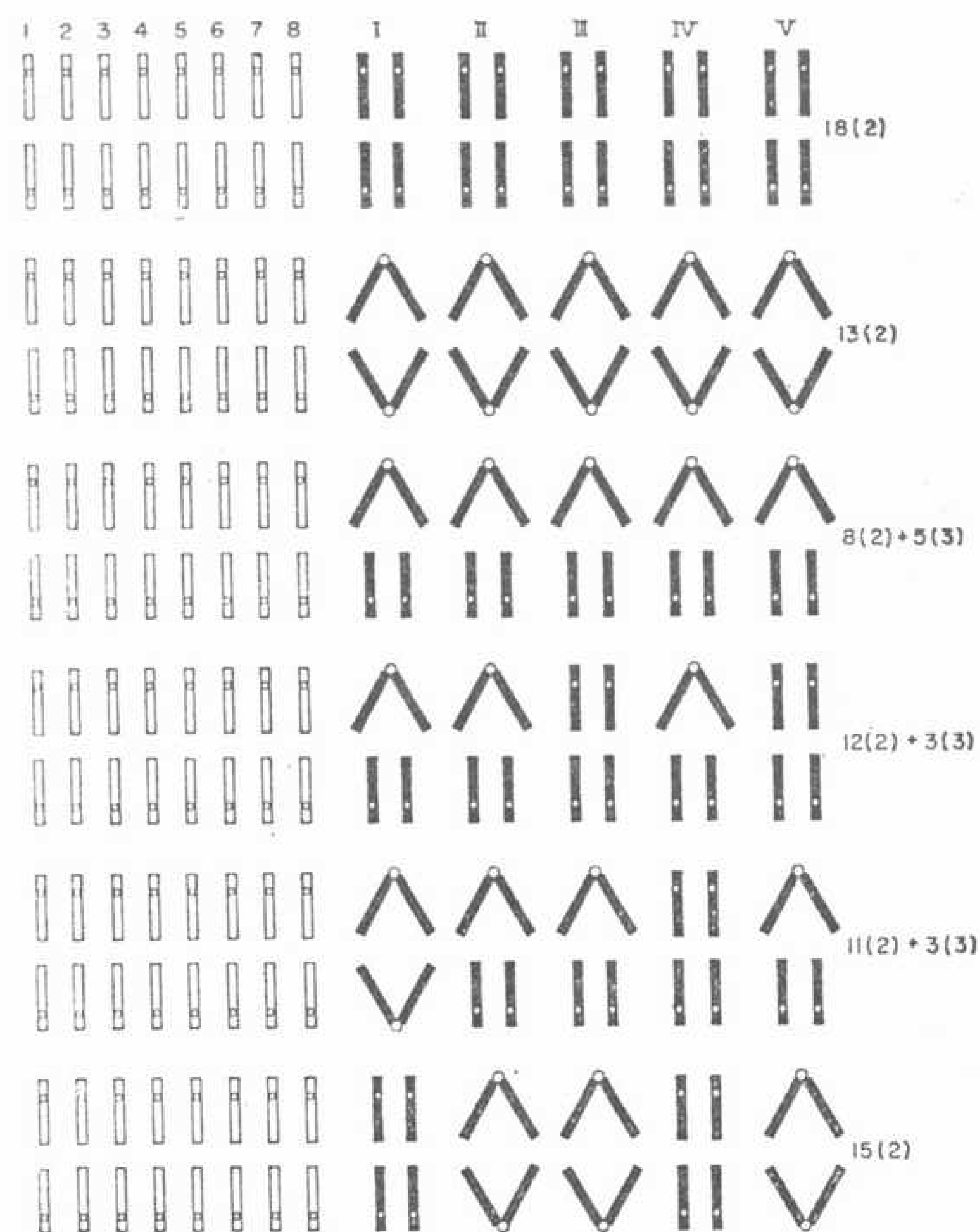


Fig. XV-3. Los cromosomas de los caracoles marinos *Thais* (*Purpura*) *lapillus*. Fila superior, raza de 18-cromosomas; segunda fila, raza de 13-cromosomas (5 metacéntricos); las cuatro filas inferiores, diversas combinaciones en una población híbrida. (Según Staiger, 1954.)

b) *Centrómero difuso o múltiple.* Lorkovic (1949) y otros autores han mostrado que ciertas especies de lepidópteros se pueden ordenar en una serie con números crecientes de cromosomas lo que sugiere la existencia de poliploidia. Sin embargo, existen muchos números de cromosomas intermedios, y, además, los lepidópteros junto con heterópteros, homópteros y algunos arácnidos parecen poseer centrómeros difusos (o múltiples), de modo que no se pierden las piezas desprendidas de los cromosomas (como en las especies con un centrómero localizado), sino que se mueven con "cromosomas nuevos" junto con los restantes cromosomas. El número de cromosomas es igualmente ambiguo en *Ascaris* con su cinetocoro compuesto. Las diferencias en el número de cromosomas, frecuentes en especies próximas de todos estos grupos no indican necesariamente poliploidia. Sin embargo, las pruebas en favor de la poliploidia en los lepidópteros son bastante convincentes: en *Lysandra*, como en otros licaénidos, el número básico de cromosomas es 24, pero *L. bellargus* tiene $n = 45$ y otras especies 82-90, *L. argester* unos 130-150 y *L. niscens* ca. 190 (De Lesse, 1960). En *Erebia* diferentes especies tienen los siguientes números de cromosomas: 8, 10, 11, 12, 14, 15, 22, 23, 24, 25, 28, 29, 40, 51 y 52. Las muy próximas con frecuencia tienen números de cromosomas que corresponden estrictamente a series poliploides, como son 8 y 40, 45 y 90, 51 y 102. Sin embargo, los cromosomas de las especies cromosómicas superiores son correspondientemente menores. Por ello De Lesse (1960) sugiere que las multiplicaciones cromosómicas encontradas en los lepidópteros no se deben a poliploidia ni a fragmentación cromosómica sino al proceso que vamos a describir en *c*).

c) *Segregación de bandas.* Los cromosomas de los organismos superiores parecen ser sumamente politénicos, es decir que están compuestos de muchas bandas de cromatina homólogas. Schrader y Hughes-Schrader (1956) han sugerido que algunos que doblan los números de cromosomas (sin aumento del contenido de ácido desoxirribonucleico) pueden deberse a la reducción de la politenia, es decir a la segregación de bandas en cromosomas politénicos, compuestos. Esta sugerencia, aunque concuerda con algunos de los hechos observados, necesita ser demostrada. El origen de los números de cromosomas que no son múltiplos del número haploide pueden deberse a fusiones o fisiones ulteriores a la segregación inicial de las bandas.

d) *Cromosomas supernumerarios y extra.* Si, mediante mecanismos todavía mal entendidos, se añaden cromosomas supernumerarios o extra a la dotación regular de cromosomas, el hecho puede dar lugar a un aumento del número de cromosomas que simule la poliploidia. En el grillo real "*Gryllotalpa gryllotalpa*", el número de cromosomas puede fluctuar de 12 a 23 y esta especie se ha considerado poliploide. Sin embargo bajo el nombre de *G. gryllotalpa* parece ocultarse todo un grupo de especies gemelas y nada puede decirse acerca de su número de cromosomas mientras la taxonomía no se ponga en claro.

Poliploidia en animales sexuales. Se ha señalado que casi todos los casos alegados de poliploidia en animales se basan en una mala interpretación de las pruebas citológicas ("pseudopoliploidia") o se limitan a formas que carecen de determinación sexual gamética (como los hermafroditas), o que se reproducen uniparentalmente (partenogénesis). Algunos otros casos, muy citados como prueba de poliploidia en especies que se reproducen sexualmente necesitan ser estudiados.

a) *Artrópodos inferiores.* E. Goldschmidt (1953b) mostró que los eufilópodos (camarón diáfano) de Israel constan de especies con 6 cromosomas (*Lepidurus*), 12 ó 12 + 1 cromosomas (*Chirocephalus, Branchinecta*), ó 18 cromosomas (*Streptocephalus torvicornis*). No se distinguen cromosomas

sexuales, pero la reproducción es estrictamente sexual. En vista de la existencia de partenogénesis en géneros próximos (por ejemplo, *Artemia*) es posible que la poliploidia se adquiera durante una fase partenogenética y que la reproducción sexual sea una reversión.

b) *Insectos.* En las tijeretas (Dermaptera) en tres especies con números bajos de cromosomas ($2n = 12$ a 14) los machos son XY, mientras que en varias especies con $2n = 25$ los machos son X_1X_2Y y en *Prolabia abachidis* con $2n = 38$ son $X_1X_2X_3Y$ (Bauer, 1947). Esto se interpreta por la mayoría de los autores, por ejemplo por Goldschmidt (1953a), como indicación clara de poliploidia, aunque White (1954, 1957) recomienda precaución considerando la existencia de varias especies XY con $2n♂ = 24$ y una especie X_1X_2Y con $2N♂ = 21$. Los números de cromosomas que sugieren poliploidia se han encontrado en *Phasma* bisexuales, *Mantis* y *Gryllotalpa* (por ejemplo, *G. africana* y *G. borealis*), con frecuencia correlacionada con un mecanismo de cromosomas sexuales X_1X_2Y (Goldschmidt, 1953a), pero el desemparejamiento de los diversos X en el sexo heterogamético no concuerda con la poliploidia.

c) *Mamíferos.* La poliploidia con frecuencia se ha señalado en los mamíferos, incluso en el hombre, pero todos los datos se oponen a esta opinión. Al observar que el hamster dorado, *Mesocricetus auratus*, posee $2n = 44$ cromosomas, mientras las dos otras especies de hamster, *Cricetus cricetus* y *Cricetulus griseus*, poseen $2n = 22$, se afirmó por Sachs (1952) y por Darlington (1953) que esta especie había surgido como un alopoliploide de las dos especies con números inferiores de cromosomas. Esta interpretación ha sido rechazada por Matthey (1953) y White (1957) por varias razones. El número primitivo de cromosomas de los cricétidos es alto (44), tanto en el Viejo Mundo *(Mesocricetus)* como en el Nuevo Mundo *(Rheithrodontomys)* y es mucho menor en las formas más avanzadas. En los hamster del Antiguo Continente se encuentran los siguientes números de cromosomas ($2n$): *Mystromys* 32; *Tscherkia* 30; *Phopodus* 28; *Allocricetulus eversmanni* 26; *Cricetus, Cricetulus migratorius* y *C. griseus* 22; y *Allocricetulus curtatus* y *Cricetulus barabensis* 20 (Matthey, 1961). Parece que en los roedores cricetinos así como en los esciúridos y gerbílidos existe una gran estabilidad del número de cromosomas sin poliploidia. Entre los mamíferos no se conoce un solo caso de poliploidia.

d) *Peces.* Con menos facilidad se puede refutar las pruebas de poliploidia entre peces. Svärdson (1945) mostró que los números de cromosomas de todas las especies investigadas de salmónidos son múltiplos o casi múltiplos de 10, a saber $3\times 10 = 29$, 30; $4 \times 10 = 37$, 40, 40, 40, 40, 42; $5 \times 10 = 51$. White (1946) atribuye esto a coincidencia y Matthey (1949) cree que el número de brazos de cromosomas (N. F.) está en contradicción con la interpretación de la poliploidia. Pero Kupka (1948, 1950) encuentra la prueba bastante convincente en *Coregonus*. La mayoría de los coregónidos tiene 72 cromosomas que constan de cuatro lotes de 18. El *Coregonus asperi maraenoides* del lago de Zurich sólo tiene 36. Nuevas pruebas de poliploidia en los peces se han encontrado por Suomalainen (1958). Parece que el sexo en los peces está determinado por un gene del sexo, más que por un equilibrio de factores determinantes del sexo, y si así fuera el hecho facilitaría la existencia de poliploidia.

Resumen. En conjunto, la especiación por poliploidia es muy rara entre los animales. Sólo en grupos partenogenéticos su existencia en general es frecuente. Falta por realizar mucho trabajo citológico para poder decidir si la poliploidia puede o no existir en grupos de animales que se reproducen sexualmente, como crustáceos, *Phasma*, *Mantis*, lepidópteros y peces. Aunque se confirmara en algunos de estos grupos, seguiría siendo verdad que en los animales este mecanismo es excepcional, en contra de lo que sucede en las plantas. No hay pruebas de que grupos completos de especies o de géneros deban su origen a poliploidia como con frecuencia sucede en las plantas.

Los poliploides plantean un difícil problema taxonómico. Un autopoliploide puede resultar virtualmente indistinguible, en el momento de originarse del poliploide parental. Tal forma con frecuencia se denomina "raza poliploide" como hace Seiler con *Solenobia*. Sin embargo tal "raza" está aislada, en la reproducción, de la especie parental y es, hablando biológicamente, una especie genuina. El hecho constituye un ejemplo más de la frecuencia de los conflictos entre los conceptos morfológico y biológico de especie.

Especiación gradual

Toda especiación gradual es necesariamente un fenómeno de población. Es la divergencia gradual de poblaciones hasta que han alcanzado el límite de la distinción específica. Se han postulado dos modos de especiación gradual, los que implican la separación geográfica de las poblaciones divergentes (especiación geográfica, Capítulo XVI), y los que se producen sin separación geográfica (especiación simpátrida).

Especiación simpátrida

Definición

La mayoría de los autores, hasta hace relativamente poco, consideraban que la especiación simpátrida, es decir la especiación sin aislamiento geográfico, era el modo predominante de especiación. Tal especiación se basaba en dos postulados: *a*) el establecimiento de nuevas poblaciones de una especie en diferentes nichos ecológicos dentro del margen que normalmente recorren individuos de la población parental; *b*) el aislamiento reproductivo de los fundadores de las nuevas poblaciones procedentes de

individuos de la población parental. Se postulaba que el flujo de genes entre la población hija y la parental estaba inhibido por factores intrínsecos más bien que extrínsecos. Un rápido proceso de formación de especies se implica en la mayoría de los esquemas de especiación simpátrida. Para una descripción más detallada de este supuesto proceso citaremos a uno de los defensores de esta teoría:

Supongamos que sobre la misma isla oceánica la colonia original ha comenzado a separarse en grupos secundarios bajo la influencia de la selección natural, de la selección sexual, de la selección fisiológica, o de cualquiera de los restantes modos de aislamiento; se producirán, a la vez, tantas líneas de evolución divergente (y en este caso sobre la misma área) como formas de aislamiento afecten a la colonia oceánica (Romanes, 1897:22).

Historia. El concepto de especiación simpátrida es mucho más antiguo que el de especiación geográfica y hay que remitirlo a los tiempos predarwinianos. Darwin se expresa sobre este punto de modo bastante vago y casi no distingue entre la especiación por individuos y la especiación por poblaciones. En algunas de sus afirmaciones parece admitir la necesidad del aislamiento geográfico mientras que en otros casos parece prescindir del elemento geográfico. Ciertos pasajes de sus obras así como de su correspondencia con Wagner, Semper y Weismann indican una creencia en la especiación simpátrida.

Si una variedad fuera tan floreciente que excediera en número a la especie parental tomaría el rango de especie y la especie el de variedad; o podría llegar a suplantar y exterminar la especie parental; o podrían coexistir y adquirir ambas el rango de especies independientes...

Las pequeñas diferencias que distinguen las variedades de la misma especie tienden rápidamente a aumentar hasta que llegan a igualar las diferencias mayores entre especies del mismo género, o incluso entre géneros distintos.

Incluso llegó a pensar algo sobre los mecanismos que pudieran permitir la coexistencia de especies simpátridas incipientes sin fusión:

Puedo aducir un considerable catálogo de hechos que muestran que, dentro de la misma área, pueden permanecer distintas durante largo tiempo unas variedades, que frecuenten distintos lugares, que se reproduzcan en estaciones ligeramente diferentes, o que prefieran cruzarse con individuos de la misma variedad... creo que muchas especies perfectamente definidas se han formado en áreas estrictamente continuas.

Nos llevaría demasiado lejos dar una historia detallada de las numerosas tentativas para demostrar la especiación simpátrida. Parte de esta historia la he presentado previamente (Mayr, 1947, 1955b, 1959a), aunque sin pretensiones de haberlo hecho de modo exhaustivo. Catchpool en Inglaterra y Dahl en Alemania fueron los primeros en proponer teorías detalladas. Romanes las reunió y estudió el tema en una serie de comunicaciones (1886-1889) que elaboró y resumió en un libro (Romanes, 1897). Los argumentos propuestos por estos autores fueron analizados con detalle por Seebohm (1888) y por Jordan (1896, 1898) que demostraron que no eran válidos. Como señaló Jordan, todos estos autores postulaban características para las especies incipientes que, automáticamente, las constituían en especies genuinas. La ulterior "selección" no tenía que añadir nada nuevo. Ninguno de estos esquemas explicó el origen de diferencias decisivas entre las especies incipientes. Poco después de la crítica de Jordan (1896), Vernon (1897) y Petersen (1903, 1905) adujeron nuevos argumentos en favor de la especiación simpátrida que fueron refutados de nuevo por Jordan (1897, 1898, 1903, 1905). Este cruce de argumentos entre los partidarios de la especiación simpátrida y de la especiación geográfica ha proseguido hasta la fecha. A las pretensiones de Test (1946) y de Thorpe (1945) ha replicado Mayr (1947). Emerson (1949) intentó resucitar la especiación simpátrida pero fue refutado por Pitelka (1951c).

Es bastante desalentador leer esta controversia perenne porque vuelven a aducirse los mismos antiguos argumentos en favor de la especiación simpátrida por decisivamente que se hayan refutado anteriormente. Ninguno de los autores parece preocuparse de la extensa literatura previa del campo. En último análisis, todos los diversos esquemas propuestos arbitrariamente postulan que de pronto los individuos que se especian aparecen dotados de los atributos de especie genuina. Intenta saltarse el verdadero problema de la especiación. Pudiera pensarse que no vale la pena dedicar mucho tiempo a este tema, pero la experiencia permite predecir con seguridad que volverá a plantearse a intervalos regulares. La especiación simpátrida, como la hidra de Lerna, emite nuevas cabezas siempre que se le cortan las anteriores. Sólo hay un modo de lograr pleno acuerdo final; poner en claro todo el conjunto complejo de cuestiones importantes hasta un grado tal que el desacuerdo resulte ya imposible. Procuraremos dar una paso en esa dirección en las secciones que siguen al analizar las diversas premisas y postulados de la especiación simpátrida con considerable detalle para determinar si hay o no pruebas en favor de que las poblaciones puedan adquirir aislamiento en la reproducción sin segregación geográfica.

Dos puntos básicos deben establecerse con claridad antes de entrar en una discusión detallada.

El primero, es que las teorías de las especiación simpátrida y de la especiación geográfica están de acuerdo en destacar la importancia de los factores ecológicos en la especiación. Difieren en la secuencia en que se suceden los pasos en el proceso de especiación. La teoría de la especiación geográfica opina que un acontecimiento extrínseco separa el acervo de

genes único en varios acervos y considera que los factores ecológicos desempeñan su papel principal después de que las poblaciones se hayan separado geográficamente. Según la teoría de la especiación simpátrida, el desdoblamiento del acervo de genes está causado por factores ecológicos y siempre que se produzcan un aislamiento espacial de las poblaciones así formadas es un fenómeno secundario, posterior.

El punto segundo concierne a la definición de especiación simpátrida. Con el fin de evitar círculos viciosos debe definirse como el origen de mecanismos de aislamiento dentro del área de dispersión de la descendencia de un solo demo. El tamaño de este área está determinado, por ejemplo, en los organismos marinos por la dispersión de las fases lavarias. En la mayoría de los insectos está determinado en el estado adulto por el sexo más móvil. Como normalmente existen muy numerosos nichos ecológicos dentro del área de dispersión de un demo, la especiación es imposible sin que continuamente cada generación se manche por inmigrantes.

Razones en favor de la especiación simpátrida. El concepto de especiación simpátrida no tendría un apoyo tan difundido si no existieran numerosos fenómenos y conceptos biológicos generales que parecen apoyarla. Vamos a considerar algunos de ellos.

Los partidarios de la especiación simpátrida son casi invariablemente, investigadores de faunas locales que necesitan llenar el puente entre las soluciones de continuidad entre especies dentro de la situación adimensional. Se ocupan de una serie de especies simpátridas relacionadas y hacen el supuesto inconsciente de que estas especies se originaron donde hoy se encuentran. Este supuesto se hace incluso en parte de la literatura más reciente (Wieser, 1958; Kohn, 1958; etc.). Test (1946), por ejemplo, señala que las diecisiete especies californianas de lepas del género *Acmaea* superponen ampliamente sus márgenes y que algunas de las especies más especializadas se dan en medio del margen de la especie supuesta ancestral. Situaciones similares se encuentran en casi todos los géneros grandes. Existen varios centenares (tal vez 500) especies de abejas del género *Perdita* en Norteamérica. Todas son oligotróficas, y limitan sus visitas a las flores de una sola especie o de un grupo de especies íntimamente emparentadas. Muchas especies de *Perdita* se encuentran en una sola localidad pero nunca juntas porque se dan en diferentes plantas o, en algunos casos, en diferentes épocas del año. ¿Cómo podrían haber surgido todas estas especies por una especiación geográfica? Es una cuestión a la que, a primera vista, parece difícil responder.

Otra razón para postular la especiación simpátrida se basa en la observación de que todas las especies parecen perfectamente adaptadas al medio particular en que se producen. Se razona que tal ajuste perfecto de las especies en el interior de sus nichos ecológicos no resultaría posible si hubieran evolucionado como un subproducto accidental de cambios genéticos

acumulados durante el aislamiento geográfico. Se trata del mismo argumento usado por los larmarckianos para refutar la selección natural de mutaciones fortuitas como mecanismo capaz de producir la adaptación.

El pensamiento tipológico también se opone a la aceptación de la especiación geográfica. Si las especies se consideran como agregados de individuos que se conforman a un tipo, la especiación es la producción de un individuo que cae fuera de este tipo. La producción de tal individuo por especiación simpátrida parecería un modo eminentemente lógico de especiación, como, de hecho, mantenía Schopenhauer.

La observación de que las diferencias entre las especies (por ejemplo las especies gemelas) son más ecológicas que morfológicas ha contribuido a popularizar las teorías de la especiación simpátrida. Partiendo del supuesto implícito de que la diferenciación morfológica es lo que realmente hace las especies, se argumenta que tales formas adquieren su diferencia ecológica en tanto son simpátridas y sólo ulteriormente se hacen especies morfológicas distintas.

Es evidente, pues, que hay unas cuantas consideraciones generales que, a primera vista, parecen estar en favor de la especiación simpátrida.

Especies simpátridas incipientes. Un corolario necesario de toda teoría de especiación gradual es que existen en la naturaleza algunas "formas" o "variedades" o "poblaciones" que son "especies incipientes". Si fuera posible hacer una lista de todos los casos existentes de especies incipientes tendríamos pruebas convincentes de la frecuencia real de los diversos modos posibles de especiación gradual. Las ínsulas geográficas, como veremos, son tales especies incipientes en lo que respecta al proceso de la especiación geográfica (Capítulo XVI). La cuestión que hay que resolver, pues, es si existen algunos fenómenos naturales que puedan interpretarse como casos de especies incipientes en un proceso de especiación simpátrida. El complejo de fenómenos que suele comprenderse bajo el epígrafe de "razas biológicas" se ha citado, de hecho, como prueba de tal especiación simpátrida por lo que hemos de estudiarlo cuidadosamente.

Razas biológicas. Los tipos de animales que viven en la misma área y que aunque notoriamente diferentes por caracteres biológicos, no muestran diferencias estructurales o sólo ligeras diferencias, se han denominado razas biológicas. El reconocimiento de esta categoría especial está íntimamente asociada con un concepto morfológico de especie (Capítulo III). Se han hecho varias revisiones de razas biológicas, de las que la más importante se debe a Thorpe (1930, 1940). Un análisis riguroso de estos casos revela que se ha aplicado un encabezamiento común a un conjunto muy heterogéneo de fenómenos. Pueden clasificarse de modo preliminar con ayuda de una tabla de cuatro apartados utilizando dos criterios de clasificación (Tabla XV-2).

1) *Morfos.* Distintos fenotipos de una sola población con frecuencia se

TABLA XV-2. *Fenómenos incluidos entre las razas biológicas*

Se produce	Población	
	La misma	*Distinta*
Simpátrida	Morfos Clonas "Razas" de huésped	Poliploides Razas ecológicas Razas de huésped Especies gemelas
Alopátrida		Razas geográficas Semiespecies Especies gemelas

consideran erróneamente como razas (Capítulo VII). Ni los portadores de diferentes genes de grupos sanguíneos humanos ni los portadores de una ordenación dada de genes en *Drosophila* pertenecen a una raza diferente de los restantes individuos de la misma población. Resulta evidente por sí mismo en la mayoría de los casos, pero debe destacarse en todas las formas de polimorfismo ecológico. Genotipos que difieren en la preferencia de habitat, como se han establecido en *Drosophila, Cepaea* y *Asellus aquaticus*, no son razas diferentes. Siguen siendo miembros de un solo acervo de genes que muestran preferencias distintas. Existen unas sugerencias de un polimorfismo determinado genéticamente entre ciertas especies de insectos en su preferencia por huéspedes vegetales. Esto puede constituir la verdadera explicación de muchos de los experimentos de transferencia de huésped registrados en la literatura entomológica. Por ejemplo, Thorpe (1928) observa que de *Hyponomeuta padella* procedentes de oxiacanto puestos a elegir entre hojas de oxiacanto y de manzano, un 20 por ciento prefiere poner en manzano; en tanto que el 10 por ciento de la forma de manzano de esta especie prefiere poner sus huevos sobre oxiacanto. En trabajos de este tipo hay muchos datos que señalan que no se implican razas de huésped realmente distintas sino genotipos intrapoblacionales (efecto de Ludwig, véase Capítulo IX). Lo mismo puede decirse de las denominadas razas virulentas y no virulentas en ciertas plagas de insectos como la mosca de Hessian (Cartwright y Noble, 1947). Dos denominadas razas de la cigarra *Cicadulina mbila* difieren entre sí porque una puede transmitir fácilmente el virus de la "enfermedad de las vetas" al maíz mientras que la otra raza no la transmite. De hecho, los dos tipos sólo difieren al parecer en un solo gene que regula la susceptibilidad de la pared del intestino a ser atravesada por el virus (Storey, 1932). Se han descrito otros numerosos casos similares. En todos ellos la aplicación del término "raza" es evidentemente impropio, ya que se trata de diferencias mendelianas dentro

de poblaciones. Los portadores de estos genotipos se entremezclan, habitualmente al azar, con otros genotipos de la misma población.

2) *Clonas.* En las formas en que la reproducción sexual se abandona temporal o permanentemente pueden distinguirse estirpes que se reproducen por partenogénesis que difieren en características biológicas. En el pulgón del guisante *(Macrosiphum pisi)* se han aislado estirpes que difieren en su virulencia para las plantas de guisante. Estirpes de muy diversa virulencia pueden aislarse de la misma población local. Después de completar la fase partenogenética, una estirpe volverá al acervo de genes común de la población local, por lo que no puede considerarse una raza. En toda especie con reproducción uniparental pueden desarrollarse tales estirpes, que se han descrito, por ejemplo, en *Daphnia*, rotíferos, nemátodos y protozoos.

3) *Razas geográficas.* Las razas geográficas con frecuencia difieren más notoriamente en varias características fisiológicas que en las morfológicas. Razas fisiológicas de este tipo se han descrito, entre otras, en *Fringilla coelebs* (canto), *Sturnus vulgaris* (costumbres migratorias y estación de cría), *Carabus nemorials* (preferencia de temperatura), *Drosophila funebris* (temperatura), *Lymantria dispar* (período de incubación y otras propiedades fisiológicas), y *Cynips* (estructura de las branquias). Otros ejemplos se recogieron en el Capítulo XI bajo el epígrafe "Variación geográfica de caracteres fisiológicos". Ni que decir tiene que no difieren en ningún respecto de otras razas geográficas.

4) *Semiespecies.* Las ínsulas geográficas a veces adquieren varias peculiaridades biológicas y un aislamiento parcial en la reproducción (Capítulo XVI). Cuando tales poblaciones establecen un contacto secundario sólo se cruzan en grado limitado y conservan algunas de sus peculiaridades. Los animales que se transportan fácilmente por el hombre, como la mosca *(Musca domestica)*, muestran muy claramente tal simpatría secundaria de previas razas geográficas. Las razas del piojo humano *(Pediculus humanis)* es muy probable que se hayan originado así (véase página 475). En todos estos casos observamos una fusión total o parcial de ínsulas previas más que el origen simpátrida de la especie incipiente.

5) *Poliploides.* Los derivados partenogenéticos poliploides de especies diploides, como las que se producen en los géneros *Solenobia, Otiorrhynchus* y otros, se han considerado también razas biológicas. No es correcto, dado que están reproductivamente aisladas. Buchanan (1947) ha nombrado a varias estirpes partenogenéticas relacionadas con el escarabajo de orla blanca del algodón *(Graphognathus)* que son popiploides o bien clonas. Deben haber surgido por una especiación instantánea y es preferible considerarlos microespecies, como hace Buchanan, a razas biológicas.

6) *Razas ecológicas.* Este término con frecuencia se usa vagamente y se ha aplicado a fenómenos biológicos muy diferentes. Se ha utilizado para

las especies gemelas, para las razas geográficas locales con coloración críptica, para las razas o generaciones estacionales y para las "razas de habitat". Con el fin de lograr una discusión más precisa, el término sólo lo aplicaremos para las razas de habitat. Todas las razas ecológicas son poblaciones o grupos de poblaciones intraespecíficas. Tales poblaciones ocupan una cierta área y un cierto habitat. Como se ha destacado repetidamente en el pasado (Mayr, 1947, 1951a), cada raza es simultáneamente una raza geográfica y una raza ecológica: No hay pruebas que apoyen la noción de raza ecológica como categoría distinta de la raza geográfica. Una teoría de la especiación ecológica habría de demostrar que una población de una especie establecida en un nuevo tipo de habitat dentro del margen que recorren individuos de las poblaciones parentales y meramente por condicionamiento y por selección de habitat, se segrega en el nuevo habitat hasta alcanzar el nivel de especie. Virtualmente en todos los casos de la denominada especiación ecológica citados en el pasado la reconsideración de los hechos ha mostrado que los hechos básicos se habían interpretado erróneamente (Mayr, 1947).

Un caso especialmente interesante es el de las razas ecológicas del Song Sparrow *(Passerella melodia)* en la zona de la bahía de San Francisco (Marshall, 1948). Se dan tres subespecies en las ciénagas de agua salobre o salada y cuatro cerca de agua dulce en las mesetas (Fig. XV-4). En la mayoría de las regiones las subespecies de las mesetas están separadas de las subespecies de las marismas por una llanura seca ecológicamente inutilizable. En los lugares en que prevalece este aislamiento, se observa una acusada diferencia taxonómica entre los pájaros de la meseta y de la marisma, en tanto que donde las poblaciones de las marismas están en contacto entre sí hay clinos de formas intermedias. Donde no hay aislamiento entre la marisma y la meseta tampoco existe (o existe muy poca) diferencia morfológica entre las poblaciones de diferentes habitats: "Sin este aislamiento las aves de la marisma salina de la bahía de Tomales tienen idénticos atributos morfológicos que las aves de los habitats de agua dulce que las rodean. Siempre que falte entre las poblaciones de las marismas de la bahía y las de las mesetas, como sucede en Richardsons Bay, Corte Madera y San Pablo, las respectivas poblaciones se han hecho prácticamente indistinguibles" (Marshall, 1948). En contados lugares las poblaciones de la marisma y de la meseta han entrado en contacto secundario y el área y la cantidad de intergradación está gobernada totalmente por la configuración del habitat. En San Francisquito Creek, donde dos tipos de habitat muy distintos se encuentran bruscamente, existe muy poco mestizaje de subespecies vecinas, lo que al parecer se mantiene por selección de habitat más que por apareamiento no fortuito. El trabajo de Marshall muestra claramente que las denominadas razas ecológicas del Song Spar-

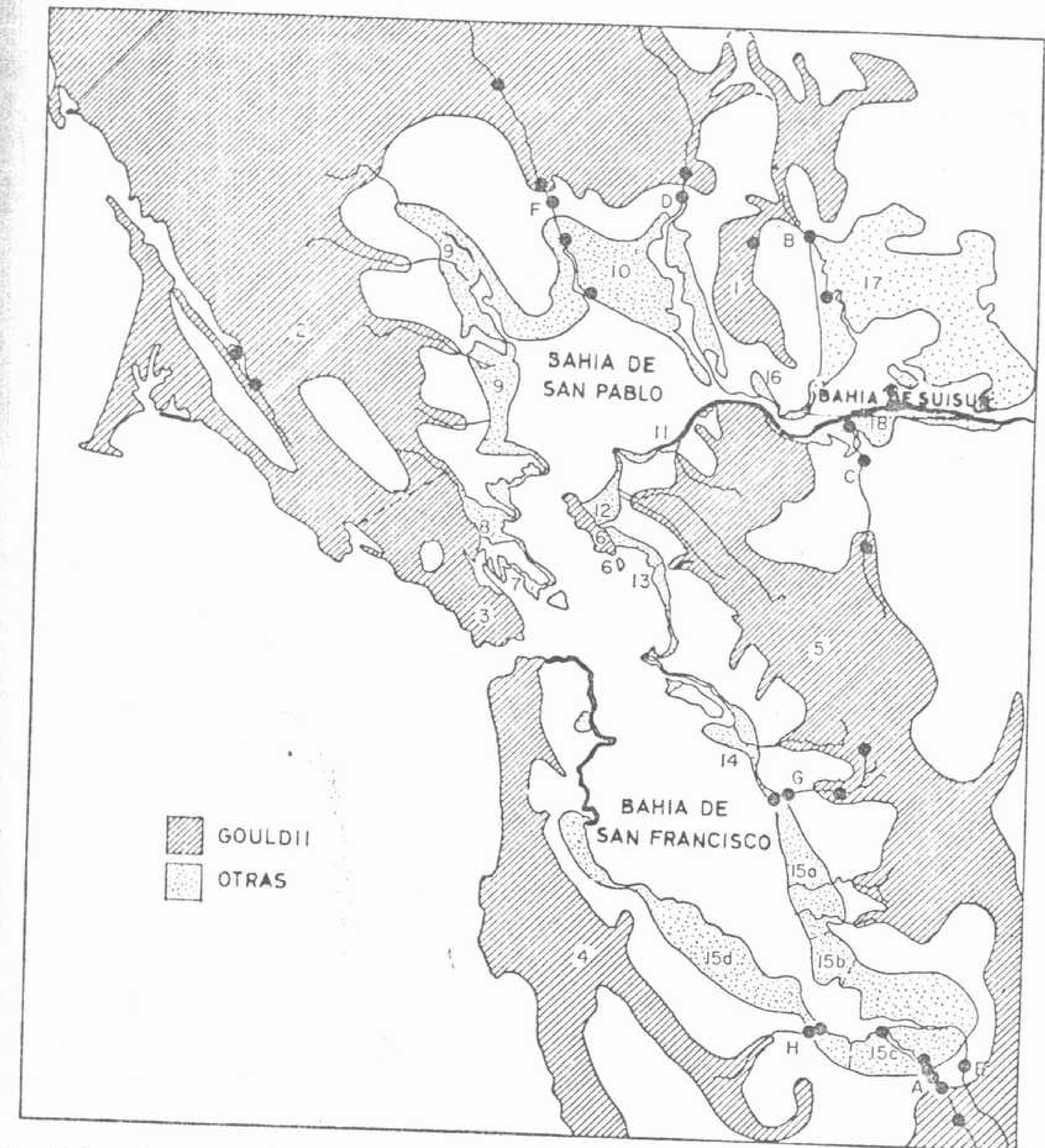


FIG. XV-4. Razas ecológicas de Song Sparrow en la región de la bahía de San Francisco. La raza de la meseta, *gouldii* (poblaciones 1-5), está muy separada, por un habitat in- utilizable, de las tres razas de las ciénagas salinas, *samuelis*, *pusillula* y *maxillaris* (6-18), como lo están las últimas entre sí. Se produce un flujo real o potencial entre ciertas ensenadas marcadas por *A-H*. (Para detalles consúltese Marshall, 1948.)

row en gran parte debe su origen y mantenimiento al aislamiento geográfico. Existen muchas razas geográficas que son razas ecológicas.

Petersen y Tenow (1954) creen que la mariposa *Pieris bryoniae* de los Alpes puede haberse originado por especiación ecológica. Señalan que, como habían sugerido autores anteriores, esta especie está esencialmente aislada en la reproducción de *P. napi* que se extiende por las tierras bajas.

Sin embargo, en Escandinavia existe una subespecie norteña, *P. n. adalwinda*, que fenotípicamente es muy semejante a *P. bryoniae* pero que conecta gradualmente con *napi* del sur de Suecia por poblaciones con caracteres intermedios, en contraste con *napi* y *bryoniae* de los Alpes Bávaros que están separados entre sí por barreras de esterilidad. No se aporta ninguna prueba en contra del supuesto de que el contacto entre las dos especies alpinas sea secundario y que tanto la diferencia ecológica como el aislamiento en la reproducción se hayan adquirido durante el aislamiento geográfico, probablemente durante la época Pleistocena. La semejanza fenotípica entre *bryoniae* y *adalwinda* no es necesariamente señal de una relación estrecha y puede ser una respuesta paralela por selección a condiciones ambientales semejantes. La gran esterilidad de los híbridos y el bajo aislamiento sexual de las mariposas adultas en las especies alpinas indican la previa existencia de una barrera extrínseca al flujo de genes.

No hay pruebas de una especiación ecológica que constituya un proceso distinto de la especiación geográfica. No he conseguido encontrar un solo caso de la denominada especiación ecológica de la literatura que no exija el aislamiento espacial de poblaciones.

7) *Razas de huésped.* En muchas especies de animales, en particular en los nemátodos e insectos, pueden desarrollarse estirpes temporales sobre plantas huéspedes específicas. A pesar de la enorme literatura sobre las denominadas "razas de huésped" estamos muy lejos de comprender este fenómeno y sus implicaciones evolutivas. Los investigadores en este campo han tenido el inconveniente, en el pasado, de no comprender los problemas básicos. Algunos autores, como Harrison (1927) estudiaron las razas huésped "a fin de demostrar" la herencia de caracteres adquiridos; otros autores no han conseguido distinguir entre especies gemelas y razas de huésped; y en fin otros autores intentan demostrar o desechar la especie simpátrida. Como introducción a la literatura pueden leerse las revisiones de Brues (1924), Dethier (1947, 1954) y Thorsteinson (1960) y las dos excelentes comunicaciones de Thorpe (1930, 1940) que incluyen abundantes citas de literatura anterior.

Un estudio de esta literatura permite las siguientes generalizaciones:

a) El preferir una especie dada de plantas huésped puede y casi siempre tiene una doble base; condicionamiento (incluyendo el condicionamiento larvario) y una predisposición genética.

b) Casi todas las especies con razas huésped se concentran sobre un huésped en un distrito dado, pero tienen la capacidad de establecerse sobre una serie de otras plantas huésped, particularmente cuando abundan mucho, y pueden tener preferencias distintas por las plantas huésped en distritos diferentes. El interesante caso descrito por Armstrong (1945) de una población local especializada de la mariposa del manzano *(Carpocapsa pomonella)* que se desarrollaba en Ontario en una peraleda aislada ha resultado dudosa desde que entomólogos rusos han descrito una especie gemela restringida al peral. El carambicido *Xylotrechus colonus*, con el que efectuó la mayoría de su trabajo Craighead (1921) ataca principalmente el roble, pero también, casi con la misma frecuencia, el castaño y el nogal americano. Cada uno de estos géneros de plantas contiene hasta una docena o más de especies. Es posible establecer colonias sobre un fresno y un arce, aunque con dificultad.

El grado de especificidad de huésped a veces se tasa por alto. Con Hopkins, el padrino del principio de la selección del huésped, el deseo de una nueva especie se hizo el padre de su pensamiento, y, con frecuencia, describió ejemplares como nuevas especies simplemente porque procedían de un huésped nuevo. Sólo en los Cryphalini norteamericanos, 53 de las "especies" descritas por Hopkins resultaron ser sinónimas (Wood, 1954). Es evidente la falta de valor de estas razas de huésped y "especies" de huésped como prueba de especiación simpátrida.

c) Se han acumulado muchos datos que indican que cada población local de insectos tiene gran variabilidad genética con respecto a la especificidad de huésped. Cartwright y Noble (1947) observaron que era posible seleccionar de poblaciones de la mosca de Hessian *(Phytophaga destructor)* individuos que dieron lugar a estirpes que dañaban variedades de trigo previamente resistentes. Toda especie monófaga u oligófaga de insecto se pondrá en contacto, durante su fase de dispersión con numerosas especies vegetales que no son su huésped normal. Si posee la apropiada constitución genética, se establecerá sobre el nuevo huésped y esto, según el teorema de Ludwig, conduce a una expansión del nicho alimenticio de la especie. Muchos de estos casos de adquisición de nuevas plantas huésped por especies de insectos han sido registrados (Andrewartha y Birch, 1954).

d) Durante la fase de dispersión de la especie (que en estos casos suele coincidir con la fase adulta y el período de reproducción) se produce una mezcla mayor o menor de estirpes locales. Esto se limita a los machos si las hembras están completamente restringidas a la planta sobre la que se alimentaron cuando larvas y si la conjugación se verifica sobre la especie huésped. Sin duda es necesaria una fase de dispersión en cada especie que permita su dispersión y la utilización de los sitios recién abiertos.

e) Si se impide artificialmente esta mezcla y se selecciona experimentalmente una estirpe pura sobre uno solo de los varios huéspedes originales, tal estirpe puede volverse cada vez menos tolerante ecológicamente hasta que se alcanza una fase en que es difícil reasentarla sobre una cualquiera de las restantes especies huésped originales.

f) Se produce mortalidad siempre que una estirpe se establece sobre un nuevo huésped. Cuando menos habitual sea el huésped, mayor es la

mortalidad inicial. Se han descrito tales casos por Harrison (1927) y Glendenning (1929) y se han recogido por Mayr (1947).

El punto sobre el que tenemos menos información actualmente es el grado de aislamiento en la reproducción entre diferentes razas de huésped de la misma especie que coexistan en la misma localidad. Este problema no sólo tiene una gran importancia evolutiva sino también práctica. Los manzanares de California se han infestado gravemente por la mariposa de la manzana *(Carpocapsa)* desde, por lo menos, 1880. Sin embargo el primer daño al nogal se produjo en 1909 y el daño grave no se verificó hasta el año 1931. ¿El hecho significa que la polilla del manzano había establecido una estirpe separada sobre el nogal o que la estirpe del manzano había ampliado su tolerancia hasta incluir el nogal? El momento de la aparición de las mariposas del manzano y del nogal es el mismo en los distritos meridionales en California y se superpone ampliamente en el norte. Cerca de Stockton el 80 por ciento de las polillas del manzano había surgido cuando sólo lo había hecho el 50 por ciento de las del nogal. Es posible que se impliquen razas microgeográficas porque extensos boscajes de nogal están a veces aislados de los manzanares. Sin embargo, no se ha hecho hasta la fecha ningún trabajo a fondo sobre el problema. No se sabe si hay algún aislamiento sexual incipiente entre estas estirpes o un aumento de mortalidad cuando se transfieren larvas entre el manzano y el nogal. Hay que esperar a que el interés de los entomólogos económicos no se dirija hacia la química de modo tan completo que siga pasando por alto este problema biológico básico.

En conclusión puede afirmarse que las razas de huésped son un fenómeno biológico todavía por estudiar y que constituye el solo caso conocido que indica la posible existencia de una especiación simpátrida. Sin embargo, las pruebas de que hasta ahora disponemos indican que la estabilización completa sobre un nuevo huésped no puede producirse sin aislamiento geográfico.

8) *Especies gemelas.* La gran mayoría de las denominadas razas biológicas de la literatura (Thorpe, 1930, 1940) hoy se consideran especies gemelas. Como Thorpe dijo, son formas que, por todas las razones biológicas, deben clasificarse como especies distintas. Esto vale para los géneros mencionados por Thorpe: *Oecanthus, Nemobius, Anopheles, Nasutitermes, Psylla, Paratetranychus, Trichogramma* y varios grupos de especies de *Drosophila.*

Las cresas parásitas del manzano, arándano, cerezo y espino se han citado como ejemplos clásicos de razas biológicas de una sola especie *(Rhagoletis pomonella)* hasta que Curran (1932) y otros autores mostraron que está implicado un grupo de especies gemelas. Numerosos casos similares se han estudiado con más detalle en el Capítulo III.

Esta revisión de la categoría de "razas biológicas" muestra que contiene una mezcla sumamente heterogénea de fenómenos biológicos. Sólo uno de ellos, el de la raza huésped, tiene derecho a ser designado "raza biológica". Pero ni en este caso se ha demostrado nunca ni resulta probable un proceso de especiación simpátrida. No es admisible, pues, citar la existencia de razas biológicas como prueba de la existencia de especies simpátridas incipientes.

Casos reputados como de especiación simpátrida

Uno de los argumentos más fuertes en favor de la especiación simpátrida es la existencia de ciertas situaciones en la naturaleza que se supone podrían explicarse por especiación simpátrida y no (o al menos con mayor dificultad) por especiación geográfica. Hay cinco tipos de fenómenos que constituyen la base de este argumento.

La existencia de especies gemelas. Se argumenta que las especies gemelas simpátridas no pueden haberse originado de otro modo que por especiación simpátrida. Esto se defiende, particularmente, en aquellos casos en que las especies gemelas se han considerado razas biológicas hasta haberse descubierto su aislamiento en la reproducción (Capítulo III). Este argumento pasa por alto dos consideraciones importantes. La primera es que las especies gemelas simpátridas son también comunes en muchos grupos donde faltan las razas de huésped y la especificidad de huésped y donde (por ejemplo en los mosquitos de la malaria) la especiación pudiera no haber sido posible por especiación de huésped. Igualmente importante es el descubrimiento de que las poblaciones aisladas de una especie pueden adquirir factores de esterilidad u otros componentes de aislamiento en la reproducción sin divergencia morfológica. Así se ha descrito para un número de insectos (Capítulo XVI). Moore (1954) observó que en el sur de Gales las ranas de la especie *Crinia signifera* estaban aisladas en la reproducción de una población que no podía distinguirse morfológicamente del occidente de Australia, por lo que estaba justificado considerarla específicamente distinta *(Crinia insignifera).* Este y otros casos similares muestran que el aislamiento en la reproducción puede adquirirse más rápidamente, en el aislamiento geográfico, que la diferencia morfológica y que no hay ninguna necesidad de postular una especiación simpátrida para explicar la especiación de especies morfológicamente semejantes o idénticas.

Especiación en grupos de especies monófagas. En muchos grupos de insectos hay géneros con muchas especies, cada una de las cuales parece limitarse a un solo huésped. Se han descrito géneros con especies esencialmente monófagas en los microlepidópteros (Munroe, 1951), en las abejas solitarias, en los coleópteros bupréstidos *(Acmaeodera, Agrilus),* en los coleópteros crisomélidos *(Calligrapha, Arthrochlamys)* (Brown, 1945, 1958),

y en otros grupos. Dos fenómenos, en particular, parecen sugerir un modo de especiación en estos especialistas alimenticios que difieren de la especiación en la mayoría de los otros animales. El primero es que los insectos monófagos con frecuencia, si no habitualmente, pertenecen a los géneros extensos. Se argumenta que la especiación simpátrida permite una especiación más rápida y más frecuente que la especiación geográfica. Sin embargo, parecería más plausible atribuir el mayor número de especies de un género al gran aumento de nichos disponibles y a la reducción de la concurrencia. Análogamente, una gran especificidad de alimento debería exaltar considerablemente la eficacia de las barreras ecogeográficas. Esto, de hecho, se ha observado para la constancia de la preferencia por una flor en las abejas del desierto (Linsley y MacSwain, 1958).

Se argumenta, además, que la especiación geográfica y la monofagia son conceptos incompatibles. De hecho, hay que preguntarse cómo una especie monófaga es el último descendiente de una especie polífaga ancestral en la que las distintas razas de huésped de la especie paternal se han resuelto en especies distintas. Las pruebas de que disponemos indican que esta solución no es correcta. Para empezar no hay pruebas firmes de la especiación activa en muchos grupos que sean esencialmente monófogos. Sin embargo, es igualmente evidente que la monofagia rara vez es tan rígida como a veces se pretende. Existen muchas especies de huéspedes secundarios en todo el margen o en parte de él (consúltese, por ejemplo, Cook, 1961b).

Como en todos los animales en proceso de especiación, es probable que los acontecimientos cruciales se verifiquen en las poblaciones aisladas de la periferia y éstas no se han estudiado aún bien en ninguno de los grupos de especies monófagas. Como hipótesis de trabajo cabría suponer que un huésped secundario pudiera hacerse el principal en una población aislada donde ofreciera condiciones más favorables en la situación ecológica cambiada del ambiente marginal (Fig. XV-5). El desplazamiento de un huésped a otro establecería un aumento de la presión de selección que se traduciría en una rápida alteración genética de la población. La cantidad de variabilidad genética parece ser relativamente baja en una especie que se ha seleccionado para vivir estrictamente sobre un solo huésped. La especificidad de huésped, pues, constituye un requisito previo ideal para una especiación rápida. A su debido tiempo tal población aislada no sólo puede llegar a adaptarse perfectamente al nuevo huésped sino que, como subproducto del aislamiento geográfico y de los cambios genéticos de la población, puede adquirir un aislamiento en la reproducción con la población paternal. En cuanto esto se verifique la especie recién surgida puede volver a invadir el margen de la especie parental y vivir al lado de ella. La situación en los coleópteros que viven de hojas descrita por Brown (1945, 1956) indica que lo dicho brinda una interpretación conveniente de

la especiación en grupos monófagos. El mismo modelo se ha aplicado con éxito a las abejas oligolécticas (Linsley y MacSwain, 1958).

Especiación en parásitos. Entre los parásitos se han descrito muchas situaciones que, una vez más, a primera vista parecen difíciles de conciliar con la especiación geográfica. En particular lo anterior se refiere a dos tipos de distribución de parásitos. Uno es la existencia de diferentes especies de parásitos, íntimamente relacionadas, en diferentes partes corporales del mismo huésped y la segunda es la coexistencia de varias especies próximas sobre diferentes especies de huésped en la misma área geográfica. Por ejemplo, se han descrito cuatro "especies" de piojos en los monos sudafricanos, todas procedentes del piojo humano *(Pediculus)* que está muy difundida entre los indios americanos. El factor esencial en esta situación es el aislamiento espacial de las cinco especies de huésped. Normalmente no existe ningún contacto corporal entre distintas especies de monos ni entre especies de monos y hombres. Sin embargo, ocasionalmente los indios domestican algún monito que entonces se expone a ser infectado por piojos. Si ese individuo escapa introducirá la infección en su especie. El flujo de genes entre la población de piojos sobre los monos y la de los indios es tan ligera que permitirá una divergencia genética rápida en poblaciones que están expuestas a presiones de selección distintas. El punto esencial, pues, no es que el habitat de las dos poblaciones de piojos

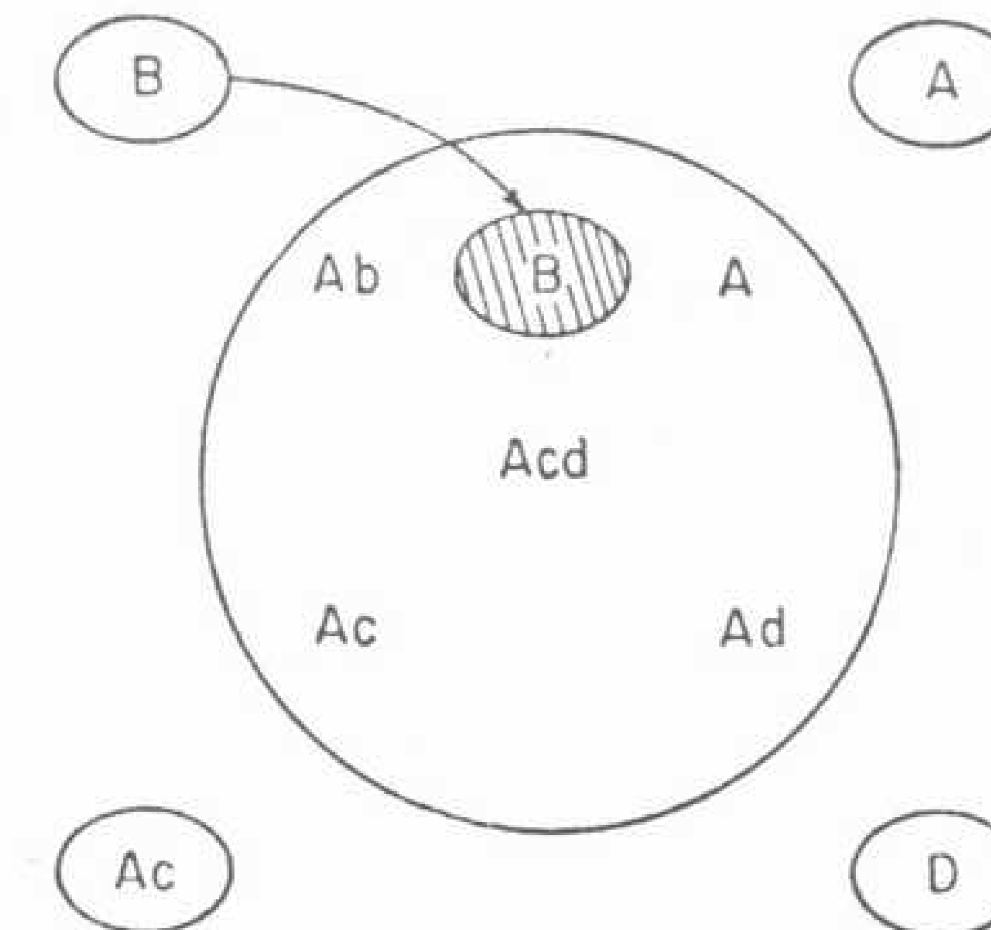


FIG. XV-5. Huéspedes primarios (mayúsculas) y huéspedes secundarios (minúsculas) de una especie esencialmente específica de huésped. Los círculos mayores indican el margen principal de la especie; los círculos pequeños exteriores, las ínsulas periféricas. Los nuevos huéspedes primarios (*B*, *D*) se adquieren en algunas ínsulas periféricas, lo que facilita la ulterior especiación. La reinvasión desde la ínsula que es específica de huésped para *B*, establecerá una nueva especie (zona rayada) si se ha adquirido aislamiento en la reproducción durante el aislamiento geográfico.

difiera, sino más bien que virtualmente no exista ninguna probabilidad de intercambio de individuos entre las dos especies incipientes. La población de cada huésped es una ínsula espacial.

(Clay, 1949) ha mostrado que la especiación en los malófagos concuerda completamente con el concepto de la especiación geográfica. El factor esencial aquí es siempre la interrupción del flujo de genes por barreras extrínsecas. Las especies congenéricas emparentadas de piojos de aves, con frecuencia se producen en distintas partes del plumaje (cabeza, cuerpo, ala) de un mismo ejemplar de ave. Clay señala que esto no puede interpretarse en términos de "especiación ecológica" sino que estas especies simpátridas son el resultado de colonizaciones dobles con el aislamiento en la reproducción adquirido durante el aislamiento geográfico o el aislamiento de huésped. La zona de contacto (y el consecuente flujo potencial de genes) entre piojos especializados para distintas regiones del cuerpo es demasiado grande para permitir la especiación.

El caso del piojo humano de la cabeza y del cuerpo *(Pediculus)* no se ha comprendido aún perfectamente. Los hallazgos y las interpretaciones de varios investigadores como Busvine (1948) y Levene y Dobzhansky (1958) son tan contradictorios que habría que admitir la existencia de diferentes estirpes genéticas entre los piojos de la cabeza y entre los piojos corporales. Estas razas probablemente se originaron como ecotipos en diferentes razas humanas. Las razas humanas bien abrigadas, como los esquimales, parecen constituir un requisito previo para el desarrollo del piojo del cuerpo; las razas escasamente vestidas, con mucho pelo en la cabeza, como los melanesios, ofrecen un habitat favorable para el piojo de la cabeza. Es concebible, y de hecho probable, que la coexistencia en muchas razas humanas del piojo de la cabeza y del piojo del cuerpo sea un caso de superposición secundaria.

La especiación en parásitos internos con sus ciclos de vida mucho más complejos, parece ser estrictamente alopátrida en la mayoría de los casos. La misma especie de parásito puede poseer diferentes huéspedes o diferentes huéspedes intermedios en diferentes regiones, y, si el aislamiento es suficiente, se producirá el desarrollo de una raza geográfica de parásito que a su debido tiempo alcanzará el nivel de especie. La clasificación de los parásitos no ha alcanzado la fase que permita una historia clara de tal especiación, pero los datos de que disponemos concuerdan con la hipótesis sentada. La especiación y la evolución de los parásitos está colmada de fascinantes problemas, para los que remitimos al lector a la literatura especializada (Lapage, 1951; Baer, 1951; Rogers, 1962, y Caullery, 1952).

Enjambres de especies. Se dan situaciones especiales en varias partes del mundo donde pulula un considerable número de especies íntimamente relacionadas, los denominados enjambres de especies, confinados a un área muy circunscrita sin que se den en ningún otro lugar dichas especies. Tales situaciones, como las que se dan en islas y en cavernas, se discutirán en el Capítulo XVI, bajo el epígrafe de Invasiones múltiples. Se producen con frecuencia particular en los denominados lagos antiguos de agua dulce, como el lago Baikal de Siberia y asimismo en lagos más recientes como el lago Lanao en Filipinas o el lago Towuti y lagos inmediatos en las islas Célebes. Otros lagos con tales enjambres de especies son los de Tanganika y Nyasa en África, el de Ochrid en los Balcanes y el de Titicaca en Sudamérica. Ya en 1913 Plate citó los gamáridos de Baikal y los cíclidos de Tanganika como pruebas de la existencia de un modo de especiación distinto de la especiación geográfica. Durante las décadas siguientes todos los especialistas de vanguardia de las faunas de agua dulce aceptaron este punto de vista, por ejemplo Woltereck, A. Herre, Myers, Worthington, y otros. Rensch (1933:38) disintió de esa interpretación y sugirió que cinco factores habían contribuido a la riqueza de la fauna de estos lagos: conservación de tipos antiguos, invasiones múltiples desde sistemas fluviales adyacentes, fusión de lagos temporalmente separados, fusión de cuencas de lagos y barreras geográficas dentro de los lagos. Poca duda cabe de que todos estos factores han contribuido, pero la labor de Brooks (1950) sobre los gamáridos del lago Baikal, el análisis por Trewavas (1947) y de Fryer (1959) sobre los peces del género *Haplochromis* del lago Nyasa y la de Poll (1950) sobre los cíclidos del lago Tanganika indican, todas, que la localización de poblaciones por barreras extrínsecas dentro de los lagos constituye, por mucho, el factor más importante. Datos completamente fidedignos sobre la distribución de las especies dentro de un lago sólo existen, hasta la fecha, para los gamáridos del lago Baikal. Pero se sabe bastante de la distribución de los peces en los lagos del África oriental para poder afirmar que su especiación concuerda con la teoría de la especiación geográfica (Brooks, 1950; Fryer, 1959, 1960ab).

La importancia relativa de los diversos factores enumerados por Rensch difieren de lago a lago como señaló Brooks. La especiación simpátrida ha sido postulada por algunos autores basándose en la presunta modernidad de estos lagos, como el lago Victoria en África oriental. Sin embargo, Greenwood (1951) mostró que este lago es mucho más viejo de lo que se afirmó en la literatura anterior y que ha experimentado una serie de contracciones durante el Pleistoceno. Se ha ofrecido una gran oportunidad para la separación temporal de las poblaciones y para la adquisición de mecanismos de aislamiento antes de que se rompieran las barreras extrínsecas.

La aceptación general de la especiación alopátrida como explicación de estos enjambres de especies deja sin explicar aún muchos detalles. Por ejemplo, el lago Lanao de Mindanao, de las islas Filipinas debe su origen al represamiento reciente de un valle por una corriente de lava. Sin embargo, ha evolucionado un enjambre de 18 especies íntimamente relaciona-

das de ciprínidos en el lago y en las aguas relacionadas con él. Todos creen que en último término proceden de *Barbus binotatus*, pez malayo muy extendido. Este caso, así como la especiación en los lagos Baikal y africanos, demuestra claramente que la velocidad de especiación en muchos de estos casos ha tenido que ser mucho más rápida de lo que suele esperarse de cálculos basados en animales terrestres (Myers, 1960). Del hecho parecen responsables dos factores. Uno es que muchas de estas especies lacustres parecen especializadas a un nicho extremadamente estrecho en que son superiores a sus competidores. La otra razón es que el desove de cada especie está estrictamente limitado en tiempo y espacio y que el desarrollo de las larvas (freza) está análogamente limitado a ciertas condiciones de agua. Todo esto, al parecer, facilita el rápido establecimiento de mecanismos de aislamiento, aunque los pasos individuales no se hayan elaborado en detalle en ninguno de estos casos. Las poblaciones de los lagos parecen constituir un material prometedor para repetir con peces el tipo de labor ecológica-embriológica efectuada por Moore en *Rana pipiens*.

Ahora que la especiación geográfica se ha aceptado universalmente como el proceso por el que se desarrollan enjambres de especies en lagos de agua dulce, ha sido posible desplazar la atención hacia la situación ecológica que ha facilitado la especiación explosiva (Capítulo XVIII). El carácter sedentario de las poblaciones locales y la relativa estabilidad de la situación ecológica (comparadas con las avenidas y sequías anuales de los ríos) parecen haber favorecido el desplazamiento hacia nuevos nichos, algunos de ellos notablemente estrechos (Fryer, 1959, 1960a,b). Hubendick (1960) ha intentado determinar las barreras que permiten un aislamiento espacial de moluscos ancílidos en el lago Ochrid en Yugoslavia. Los zoólogos rusos han continuado su trabajo esclarecedor sobre la fauna del lago Baikal y continuamente aparecen publicaciones sobre los lagos africanos. Ha llegado el momento de hacer otra revisión sobre la especiación en lagos antiguos. Los lagos antiguos no son en modo alguno las únicas masas de agua dulce donde la especiación ha sido rápida y está sujeta a discusión. Se han descrito también situaciones complejas para el salmón y la trucha de la zona templada, tanto del Nuevo como del Antiguo Continente, y la compleja historia de la especiación de los coregónidos ha sido motivo de controversia entre los ictiólogos durante unos cien años. A pesar de su semejanza y plasticidad fenotípica estos tipos de albur no son razas biológicas sino representantes locales de especies bien definidas, extendidas (Capítulos III y VII).

Las barreras opuestas por el hielo durante las diversas glaciaciones del Pleistoceno se han traducido en el aislamiento temporal en Eurasia de varios lagos y cuencas oceánicas que permiten la especiación. Svärdson (1961) ha intentado reconstruir el modo de producirse la especiación para pares de especies gemelas en los siguientes grupos coto *(Myoxocephalus)*, eperlano *(Osmerus)*, "cisco" *(Coregonus albula)*, "pez blanco" *(Coregonus oxyrhynchus)*, arenque *(Clupea)*, y espinocha *(Gasterosteus)*, (Tabla XV-3). En todos estos casos es notable el período relativamente corto de aislamiento. La coexistencia frecuente de dos especies gemelas en el mismo cuerpo de agua se debe a la reinvasión después de levantarse la barrera geográfica.

TABLA XV-3. *Especiación de un pez eurásico* (según Svärdson, 1961)

Par de especies	*Localización del aislado*	*Duración del aislamiento (años)*
Coto, eperlano	Lago de valle glacial Onega	60 000
"Cisco"	Escandinavia meridional	120 000
Arenque	Mediterráneo	120 000
"pez blanco", espinocha	Lago glacial Gran Siberiano	100 000

La existencia de dos especies de trucha lacustre *(lacustris* y *carpio)* en el lago Garda (Nümann, 1948), que las dos pertenecen al complejo *Salmo trutta*, también se ha interpretado del mejor modo como casos de doble invasión. La especie extendida es *S. lacustris*, que desova desde octubre a diciembre en agua somera en los ríos tributarios al lago Garda. Una colonización primera produjo la especie endémica *S. carpio*, que desova dos veces al año en junio y diciembre, en las aguas profundas del lago. El lago, en su actual forma, se remite al final de la última glaciación. Se conocen otros muchos casos de doble invasión de lagos.

Puede resumirse el problema de los enjambres de especies en lagos diciendo que todas las pruebas disponibles concuerdan con la hipótesis de una separación espacial de poblaciones que corresponde a especiación alopátrida en animales terrestres. Sin embargo, como tal separación en diferentes masas de agua puede traducirse en adaptación a diferentes temperaturas de agua, a diferentes estaciones de cría, y a diferentes nichos alimenticios, el hecho probablemente establece presiones de selección muy enérgicas que conducen a una diferencia más rápida de estas poblaciones de lo que es usual en animales terrestres. Cuando se establece un contacto secundario de tales poblaciones previamente aisladas, la selección se intensifica por concurrencia entre parientes próximos. Finalmente, la presencia de muchos nichos ecológicos antes desocupados, particularmente en los lagos viejos, exalta una cierta cantidad de radiación adaptativa (Brooks, 1950; Poll, 1950; Hubendick, 1952; Fryer, 1959) que carece totalmente de paralelo entre los animales terrestres excepto en contados archipiélagos aislados como el de las islas Hawai. No conocemos hasta ahora

nada acerca de los enjambres de especies en lagos que requiera postular la existencia de especiación simpátrida.

Desdoblamiento instantáneo de linajes fósiles. Los paleontólogos han descrito un considerable número de casos en los que se supone que un linaje único se ha desdoblado bruscamente en dos especies claramente separadas. Los caracoles de Steinheim *(Planorbis multiformis)*, *Kosmoceras* (Brinkmann, 1929), y *Micraster* (Kermack, 1954) pueden servir de ejemplos (Fig. II-1). La situación de los caracoles de Steinheim no ha vuelto a examinarse en años recientes, pero, en los casos de *Kosmoceras* y *Micraster*, resulta hoy evidente que la interpretación original no era correcta. Siempre que una segunda especie aparece bruscamente en un horizonte, su origen se debe no a una especiación brusca sino a la inmigración de otro lugar. Todos los casos de la denominada escisión simpátrida en *Kosmoceras* van precedidos de un rompimiento de los estratos (como, por ejemplo a 680,5 cm. Brinkmann, 1929). En *Micraster*, Nichols (1959) ha mostrado que *senonensis* invadió el margen de *M. cortestudinarium* después de terminar la zona de *Holaster planus*, y no se desprendió de él. Las exposiciones accesibles al paleontólogo suelen estar localizadas, y, en la mayoría de los casos, es completamente imposible determinar de dónde procede una especie que se ha originado en otro lugar como una ínsula geográfica localizada.

Un nuevo análisis de las cinco presuntas pruebas de especiación simpátrida (especies gemelas, especiación de grupos monófagos, especiación de parásitos, enjambres de especies en lagos, y desdoblamiento instantáneo de linajes fósiles) muestra, pues, que concuerdan con la teoría de la especiación geográfica.

Modelos de especiación simpátrida: supuestos

Algunos de los defensores de la especiación simpátrida no se satisfacen postulando la existencia de tal proceso sino que han elaborado modelos más o menos detallados de ella. Un análisis de estos modelos muestra que no son aplicables; no dan cuenta de lo que se pretende de ellos, en parte, porque están basados en supuestos sin pruebas y no realistas. Es necesario discutir estos supuestos, con frecuencia inconscientes, antes de analizar los modelos mismos.

Homogamia. Según ese concepto, la mayoría de los individuos similares de una población tienden a conjugarse entre sí. Mayr (1947) discutió el concepto y su historia y mostró que las pruebas observadas contradicen su validez. La homogamia ha de postularse bajo la teoría premendeliana de la herencia fusionada porque sin apareamiento al azar pronto conduciría a una eliminación completa de toda variabilidad genética. El supuesto hecho por Kosswig (1947) de que la monogamia conduciría a homogamia está en contradicción con los hechos. La monogamia es la regla entre aves, y no existe ninguna prueba de homogamia para algún apareamiento no fortuito en el caso del ánsar nival-ánsar azul (Cooch y Beardmore, 1959). En el área de contacto entre el ánsar azul y el ánsar nival *(Anser coerulescens)* existen más parejas puras blancas y puras azules de lo que cabría esperar que se produjera por un apareamiento al azar (Tabla XV-4). Existen varias posibles interpretaciones. Manning (comunicación personal) cree que los dos tipos de gansos primero estaban aislados

TABLA XV-4. *Apareamiento no fortuito en ánsar nival* (según Cooch, comunicación personal)

Cruzamiento	*Número de parejas*	
	Esperados	*Observados*
Nival × nival	330,4	373
Azul × azul	21,4	64
Nival × azul	168,2	83

geográficamente y sólo recientemente han comenzado a cruzarse (caso de intergradación secundaria). Otra posibilidad, que no excluye la primera, es que un ave prefiera aparearse con un individuo del mismo color que sus propios padres. Incluso a pesar de ello, existen suficientes parejas mestizas de los dos tipos de gansos para asegurar un abundante flujo de genes por toda la población.

Una forma suave de homogamia se produce en muchos animales con tamaño adulto muy variable. El macho y la hembra de cada pareja son en tales especies, por término medio, más semejantes en tamaño de lo que cabría esperar por azar. Sin embargo, el mismo individuo a medida que sigue creciendo de año en año pasa a clases de tamaño creciente. La mayoría de los investigadores de las especies polimorfas han confirmado el carácter fortuito de los emparejamientos, a pesar de diferencias a veces notoriamente visibles de las parejas sexuales. De hecho, en *Panaxia dominula*, Sheppard (1952b) encontró incluso una ligera preferencia para la pareja desigual y lo mismo se ha descrito para los morfos del chingolo gorgiblanco *(Zonotrichia albicollis)* (Lowther, 1961).

En contra de afirmaciones anteriores de la literatura, la homogamia no se ha demostrado para ninguno de los mutantes de *Drosophila*. El éxito en la reproducción de estos mutantes depende en gran parte de la actividad y hay pruebas de que el hecho se traduce en discriminación contra ciertos genes de una población. Esto, sin embargo, conduce a la eliminación eventual del gene y no (Petit, 1958) a una segregación en dos poblaciones distintas. El único caso reciente de homogamia parcial se ha descrito por

Popham (1947) que observó que en *Coriza distincta* existe una correlación en el color de + 0,53 entre machos y hembras que copulan. Sin embargo, también existe mucha migración entre localidades de reproducción, lo que se traduce en una gran variedad de forma y de pauta en esta especie. Como Hogben (1946) ha demostrado matemáticamente, "la selección positiva de pareja puede tener muy poca importancia como proceso evolutivo, de no ser extraordinariamente intensa".

Ligamiento de la preferencia de pareja y de la preferencia de habitat. En casi todas las hipótesis de especiación simpátrida se supone que si una especie se encuentra en varios nichos, los individuos de un nicho sólo se conjugarán con individuos adaptados al mismo nicho. Y si un individuo coloniza un nicho que sea nuevo para esta especie, entonces la conjugación estará limitada estrictamente a los descendientes del fundador de esta población. Mayr (1947) ha mostrado la falsedad de este supuesto. Postula una base mucho más sencilla para las preferencias de pareja y de habitat de la que de hecho se observa. Ignora el carácter diploide de los cigotes y el papel de los heterocigotes como puente entre los dos tipos de homocigotes. Finalmente, ignora el fenómeno de la dispersión que mantiene el intercambio de genes entre poblaciones no separadas por mecanismos de aislamiento. En muchas mariposas, por ejemplo, la copulación normalmente se produce durante la fase de dispersión y no sobre la planta de la que se alimentaron las orugas. Si la hembra es sedentaria o si se conjuga immediatamente después de salir del huevo, entonces los machos resultan activos y emprenden grandes vuelos antes y durante el período del emparejamiento. Incluso en el caso hipotético (probablemente nunca verificado en la naturaleza) de que el emparejamiento se verifique siempre sobre el huésped y la selección del huésped sea enteramente rígida, es dudoso que el hecho se traduzca en una especiación simpátrida. Existen numerosas dificultades. Si un individuo puede desplazarse desde la especie parental de huésped a la nueva especie de huésped, entonces sin duda el proceso será reversible, lo que impedirá una separación completa de las dos poblaciones. Asimismo, si una especie se adapta tan rígidamente a una sola especie de huésped que desde entonces sólo se da sobre tal especie del huésped, lo más probable es que tendrá muy poca probabilidad de sobrevivir sobre ninguna otra especie de huésped.

Condicionamiento. Varios autores recientes han hecho revivir la conocida sugerencia de que el establecimiento de una nueva población de especies simpátridas en un nuevo nicho puede verificarse por condicionamiento. Thorpe (1939, 1945), en particular, ha presentado pruebas convincentes del enérgico efecto de condicionamiento en insectos que se desplazan de un tipo de alimento a otro. El trabajo de Craighead (1921), al que antes nos hemos referido, apunta a la misma dirección. Sin embargo, Mayr (1947) ha mostrado que el aislamiento completo de las dos poblaciones nunca se ha conseguido en ninguno de estos experimentos sobre condicionamiento. La preferencia por un tipo de alimento puede elevarse desde el 35 al 67 por ciento o descender del 20 al 8 por ciento, pero el hecho sigue permitiendo un flujo de genes entre las dos subpoblaciones superior al necesario para impedir la especiación.

En todos los experimentos cuidadosamente conducidos de este tipo ha sido posible demostrar que existe una gran mortalidad sobre el nuevo huésped o sobre el nuevo alimento. Parecería imposible que una población sobre el nuevo huésped, reproductivamente aislada, pudiera establecerse dentro del margen del desplazamiento de la población parental vista tal elevada selección en contra con la ayuda de tan ligera ventaja por condicionamiento. Es mucho más probable que se dilatara la amplitud ecológica de la especie, según el teorema de Ludwig, por incorporación de una especie más de huésped al nicho de la especie.

Preadaptación y selección de nicho. La mayoría de las hipótesis de especiación ecológica simpátrida postulan que los individuos que se dispersan buscan activamente el nicho particular al que se adaptan mejor sobre la base de su genotipo particular. Existe un fondo de verdad en este supuesto, dado que una cierta especie suele estar bien definida por sus preferencias de habitat específico de especie y ellas no son necesariamente idénticas para los diversos genotipos de una especie (Capítulos IX y XVIII). Sin embargo, la mayoría de la selección de habitat no sólo es específica de especie de un modo muy generalizado, sino que con frecuencia se ve afectada por influencias no genéticas (condicionamiento, etc.). Sólo excepcionalmente un individuo buscará el nicho particular para el que esté específicamente preadaptado por su constitución genética. El establecimiento de un individuo al final de la fase de dispersión de su ciclo de vida suele ser muy azaroso y se produce mucha mortalidad como consecuencia de fijarse en lugares inconvenientes. E incluso en los pocos casos conocidos de una cierta selección de habitat por los genotipos, el hecho se ha limitado a reforzar un polimorfismo existente y no ha determinado una especiación simpátrida. El concepto de especiación simpátrida por preadaptación es estrictamente tipológico interpretado por este supuesto de que un solo gene preadapta a un individuo para un nuevo nicho. De hecho, exigiría una verdadera mutación sistémica para conseguir la aparición simultánea: de una preferencia genética para un nuevo nicho, de una adaptación especial para este nicho, y de una preferencia para buscar parejas con una preferencia similar de nicho. Los hechos conocidos no confirman estos supuestos.

Algunos modelos propuestos para la especiación simpátrida

Entre los diversos modelos propuestos para explicar la especiación simpátrida en las últimas décadas los siguientes merecen particular atención.

a) *Especiación por selección disruptiva.* Fisher (1930) señaló que la interpretación mutacionista del origen de polimorfismo mimético en *Papilio polytes* es sumamente improbable, y que es mucho más probable que las sorprendentes discontinuidades entre los morfos miméticos se hayan adquirido gradualmente por selección natural. Este supuesto desde entonces se ha comprobado en gran parte (Clarke y Sheppard, 1960a,b). Tal adquisición por selección de varios fenotipos distintos en una población se ha designado recientemente como "selección disruptiva" (Mather, 1955). Muller (1940) ha sido al parecer el primero que ha sugerido que la acumulación de diferentes series de modificadores específicos puede causar especiación simpátrida. Mather (1955), Thoday y Boam (1959) y Millicent y Thoday (1960) han sugerido, análogamente, que la selección disruptiva puede ser un mecanismo de especiación. De hecho, todas las pruebas disponibles indican que no es pobable que suceda en poblaciones naturales. La selección disruptiva conduce a polimorfismo fenotípico y, en vista de las presiones de selección cambiantes y del flujo de genes procedentes de otras poblaciones, solamente un polimorfismo relativamente oligogénico tiene cierta probabilidad de establecerse en tales condiciones. En tal caso, el resto del genotipo (fuera del locus polimorfo) no participa en la discontinuidad. Ni estaría favorecido por selección, dado que la especie perdería todas las ventajas del perfeccionamiento de la utilización del medio por polimorfismo adaptativo si hubiera de desdoblarse en una serie de especies estrechamente especializadas. Jordan señaló, ya en 1903, con la claridad tan característica de su trabajo, que la selección de diferentes variedades fisiológicas dentro de una población podría tener sólo dos resultados, o polimorfismo o extinción de los tipos inferiores, pero nunca una especiación simpátrida. El polimorfismo mimético, tal vez el producto más frecuente y mejor analizado de la selección disruptiva, apoya completamente la conclusión de Jordan: a pesar de la selección más enérgica en favor de una completa discontinuidad de los fenotipos, no se ha traducido en especiación ni en un solo caso. Debe recordarse que dos fenotipos dentro de una sola población no son dos razas diferentes.

Thoday y Gibson (1962) han mostrado que la selección disruptiva puede conducir a especiación incipiente en condiciones de laboratorio, si la selección es para dos complejos alternos poligénicos. Cuando se efectúa una selección simultánea para el número alto y el bajo de cerditas en una población de *Drosophila melanogaster*, se desarrolla una homogamia casi completa a las 12 generaciones de selección. Los machos con número alto de cerditas tienden a aparearse con hembras también con número alto, y los machos con número bajo con hembras similares a ellos. La intensidad y carácter absoluto de la selección, el total impedimento de flujo de genes, y la eliminación de concurrencia mutua resultan, sin duda, de una serie de condiciones artificiales que difícilmente cabe esperar que se produzcan en la naturaleza.

b) *Especiación por esterilidad citoplásmica.* Laven (1959) descubrió un factor citoplásmico en *Culex pipiens* que se traduce en una fecundidad normal cuando ♀♀ de la estirpe *A* se cruzan con ♂♂ de la estirpe *B*, pero en esterilidad cuando ♀♀ *B* se cruzan con ♂♂ de la estirpe *A* (para detalles véase Capítulo III). Postuló que pueden originarse nuevas especies por la mutación de un nuevo factor de esterilidad citoplásmico y dado que el "cambio es casi un mecanismo de aislamiento por sí mismo, el aislamiento geográfico o ecológico no es necesario".

Un estudio del modelo de Laven muestra que un nuevo complejo citoplásmico no puede producirse con existencia simpátrida independiente del complejo parental. Si un nuevo factor *B* se origina por mutación en un macho de la población *A*, este ♂ *B* resultará estéril con todos las ♀ *A* y se exterminará. Si *B* surge en una hembra, ♀ *B* producirá sólo descendencia *B* con ♂ *A* debido a la incompatibilidad unidireccional. Esto en su debido momento conducirá a la extinción de *A* en la población. Una incompatibilidad bidireccional se traducirá en la esterilidad automática de su portador y no podrá establecerse nunca.

Un sistema de incompatibilidad citoplásmica sólo puede surgir de modo alopátrida y, en modo alguno, por una mutación única. Sin embargo, puede surgir lentamente, paso a paso, y más rápidamente por exterminación del tipo citoplásmico que preexistía localmente. Se producirá un considerable derroche gamético donde se encuentren dos poblaciones con sistemas incompatibles. El resultado será la exterminación de uno de los factores citoplásmicos (Caspari y Watson, 1959), o el perfeccionamiento de un sistema independiente preexistente de mecanismos de aislamiento que sea resultado de especiación alopátrida. En ningún caso será posible la especiación simpátrida.

c) *Especiación por una mutación que cambie la especificidad de huésped.* Muchas de las propuestas de especiación simpátrida por un desplazamiento a una nueva especie de huésped exige los siguientes supuestos (u otros similares):

Consideremos que el animal *AA*, específico de huésped para la planta 1, experimenta la mutación recesiva *a*, que en condición homocigote produce especificidad de huésped para la planta 2. Hagamos los siguientes postulados adicionales:

1) Que *A* viva sólo en la especie vegetal 1.

2) Que *aa* sólo viva en la especie vegetal 2.

3) Que los heterocigotes *Aa* sean exactamente como *AA*.

4) Que se produzca poca o ninguna dispersión en la fase reproductiva, de modo que los animales *A* no encuentren animales *aa*.
5) Consideremos que *A* está mal adaptado a la especie vegetal 2.
6) Que *aa* esté mal adaptado a la especie vegetal 1.
7) Que *aa*, formado sobre especies 1 por recombinación, encuentre dificultades para hallar la especie vegetal 2, aunque el original *aa* se encontraba en 2.

Entonces se producirá poco mestizaje entre las poblaciones que viven sobre 1 y 2 y se dará la oportunidad para una acumulación gradual de diferencias genéticas adicionales entre estas poblaciones y la adquisición eventual de aislamiento en la reproducción (Mayr, 1947).

De estos siete postulados son indispensables un mínimo de cuatro para hacer un modelo de trabajo y, sin embargo, la mayoría de ellos es muy improbable que se den de forma absoluta regular. Hay muy poca probabilidad de que *Aa* sea exactamente igual a *AA* o de que la preferencia de habitat y la probabilidad de supervivencia estén completamente ligados. Otras objeciones que pueden hacerse a este modelo, como menospreciar la dispersión, se han discutido antes. En general parece sumamente improbable que tal modelo tipológico pueda conducir a especiación en una población natural.

d) *Especiación por aislamiento estacional.* Se ha postulado por varios autores que una especie con una estación de reproducción muy prolongada puede desdoblarse simpátridamente en dos, si la continuidad genética entre los que se reproducen los primeros y los que se reproducen los últimos en el año pudiera interrumpirse de algún modo. La existencia de razas estacionales con frecuencia se cita como prueba de tal proceso de especiación, a pesar de las graves objeciones opuestas por Jordan (1905). El término "raza estacional" es equívoco ya que bajo este epígrafe se han amontonado al menos cuatro diferentes tipos de conducta en la reproducción: *a*) la sucesión de generaciones dentro de un mismo año, en que las últimas generaciones son descendientes directas de las primeras; *b*) en animales de agua dulce y marinos, la existencia de subpoblaciones de una especie que se reproducen a distintas temperaturas de agua pero que pueden cruzarse a temperaturas intermedias; *c*) la existencia de una generación de primavera, y de una de verano u otoño cuando cada generación anual de primavera desciende de la de primavera del año anterior y la generación de verano o de otoño desciende de la generación de verano o de otoño del año anterior; *d*) las denominadas razas biológicas que difieren en su estación de reproducción, pero que son de hecho especies gemelas simpátridas.

En lo que respecta a *a*) carece de interés para el problema de la especiación simpátrida. Más interesante es *b*) de la que ha descrito un caso Spiech (1941). Varias razas de *Hexagenia munda* anteriormente aisladas geográficamente, con diferencias en la estación de reproducción y en la preferencia de habitat, han invadido sus mutuos márgenes y han comenzado a cruzarse. Es obvio que no es un caso de especiación incipiente sino, exactamente de lo contrario, de una ruptura de una especiación incompleta.

Más difíciles son los casos recogidos en *c*) en que diferentes razas estacionales de la misma especie se dice que no se cruzan. Desgraciadamente ni una sola de estas situaciones se ha analizado bien y las pocas pruebas de que se dispone indican que se trata de casos de imbricación secundaria, en que las poblaciones ancestrales se originaron como razas geográficas y habían adaptado sus estaciones de reproducción a condiciones locales. Las diversas generaciones y especies gemelas de la cigarra periódica (*Magicicada*) se han originado, evidentemente, de esta manera (Young, 1958). Algunos de los casos de razas estacionales registrados en la literatura son indudablemente especies gemelas. Falla (1946) describió como *westlandica* una "subespecie" que anidaba en invierno de la pardela *Procellaria parkinsoni* procedente de Westland, Nueva Zelanda, donde la forma nombrada cría durante el verano. Posteriormente comprobó que, en realidad, estaban implicadas dos especies gemelas. Lo mismo parece suceder con las dos denominadas razas estacionales de *Pterodroma neglecta* procedente de las islas Kermadec (Murphy y Pennoyer, 1952). Este caso había sido utilizado por Hutton (1897) como prueba de especiación estacional. Entre los numerosos casos analizados de modo incompleto de razas estacionales se encuentra *Culicoides impunctatus* (Kettle, 1950). En Escocia hay dos cimas estacionales, una primera en junio y otra posterior en julio. Las dos poblaciones que resultan difieren en sus razones de sexo y en su distribución vertical y horizontal. En la región de Liverpool existe una sola cima que, sin embargo, es más extensa.

La existencia de razas estacionales y de especies gemelas que difieren primariamente en sus actividades estacionales han conducido a proponer varios modelos de especiación por aislamiento estacional. Tal modelo podría postular las condiciones siguientes:

Consideremos una especie con una sola generación anual pero con una estación de cría larga, que dura desde la primavera al otoño. Supongamos que se verifica un acontecimiento, como una mortandad por mal tiempo o la invasión de una nuevo concurrente que dé lugar a la extinción de los animales que crían a mitad de la estación. En consecuencia, sólo restan dos series de individuos, los que crían al comienzo de la estación y los que crían al final de ella. Ambos tipos están, desde entonces, aislados en la reproducción y pueden acumular diferencias genéticas.

Varios de estos supuestos son tan poco realistas que resulta sumamente improbable que opere en la naturaleza este modelo. En primer lugar, la existencia, en una región con estaciones acusadas, de una especie con una estación de cría tan larga y sólo una generación por año. En segundo lu-

gar, si existiera tal especie tendría un amplio margen geográfico y es improbable que el factor de exterminio afectara a todas las poblaciones del mismo modo. La discontinuidad en medio de la estación se colmaría con inmigración de genes. La segregación por recombinación desde la reserva de genes de los reproductores de primavera y de otoño tendería a llenar la laguna de la estación media incluso sin inmigración. Finalmente, el supuesto de que un factor exterminador seleccionara un segmento en el centro de la curva es sumamente artificial. Los concurrentes así como los factores climáticos es mucho más probable que eliminen los miembros extremos de la población, es decir, los que crían los primeros y los últimos.

La tercera de estas tres objeciones fue encontrada por Bigelow (1958) y por Alexander y Bigelow (1960) en su tentativa de explicar la separación de los dos grillos de campo *(Gryllus)* por especiación alocrónica. Estas dos especies gemelas muy similares difieren del modo más notorio en sus estaciones de reproducción y en el modo de invernar. El grillo de primavera nórdico *(G. veletis)* cría desde mayo a julio e inverna en la fase de ninfa tardía. El grillo de otoño nórdico *(G. pennsylvanicus)* cría de julio a octubre y pasa el invierno en la fase de huevo. Como las mariposas tempranas no resisten el frío, Alexander y Bigelow opinaron que la especie ancestral se desdobló en dos por la destrucción de las ninfas tempranas. Sin embargo, su modelo no consigue responder a las otras dos objeciones planteadas. Me parecería más razonable suponer que el margen de la especie ancestral se fraccionó en varias ínsulas geográficas (¿durante una de las glaciaciones?), en una de las cuales la cría de otoño resultó mejor adaptada mientras que en otras ínsulas lo fue la cría de primavera. Por lo demás las dos especies permanecieron muy parecidas de modo que pudieron ocupar esencialmente la misma región después de la de su ámbito en la época post-Pleistocena. El supuesto de Alexander y Bigelow de que todas las poblaciones de la especie parental hubieran estado sometidas, de manera idéntica, a una eliminación de ninfas de la estación intermedia no me parece realista. La estrechez de la estación de cría de grillos y saltamontes excluye la existencia de una estación de cría continua. Es bastante probable que la diferencia en el ciclo de cría de *A. pennsylvanicus* y *A. veletis* no fuera todavía completa cuando se encontraron por primera vez después de haber surgido de su aislamiento geográfico. De ser así, la concurrencia eliminó en *pennsylvanicus* todas las tendencias a criar en primavera y en *veletis* a criar en otoño. Las especies relacionadas que no están en concurrencia con una próximamente emparentada, rara vez se especializan de un modo estrecho.

El mismo modelo de una adquisición de diferencias en la estación de cría por aislamiento geográfico (antes que por especiación simpátrida) ha sido propuesto por Young (1958) para las cigarras periódicas. Mayr (1947: 277) ha señalado la gran improbabilidad de un modelo más antiguo de especiación alocrónica por mutación.

No es mera coincidencia que todos los casos de supuesta especiación simpátrida por aislamiento temporal impliquen a géneros ricos en especies gemelas. La uniformidad morfológica en estos géneros oculta la gran cantidad de cambio genético inducido por los desplazamientos de la estación de la cría o correlacionados con ellos. Toda población se seleccionará de modo que la estación de cría coincida con la probabilidad de máxima supervivencia de la descendencia. La adaptación de una población a una época específica de ciclo de reproducción afectará muchas facetas de su constitución genética. Sería sumamente improbable para una población adaptarse simultáneamente a dos ciclos distintos de cría. Cuando una especie da lugar a tales dos ciclos lo hace en poblaciones diferentes, geográficamente separadas. Las diferencias estacionales en el ciclo de reproducción pueden funcionar secundariamente como mecanismos de aislamiento.

Puede resumirse la discusión de los modelos de especiación simpátrida diciendo que todos ellos muestran debilidades serias, si no decisivas. Ni en un solo caso la especiación simpátrida brinda un modelo superior a una explicación del mismo fenómeno natural por especiación geográfica.

Dificultades de las hipótesis de especiación simpátrida

Las hipótesis de especiación simpátrida suelen proponerse para eliminar las denominadas dificultades de la teoría de la especiación geográfica. Sin embargo, los autores de estas hipótesis pasan por alto el hecho de que crean muchas más dificultades de las que eliminan.

Olvido de la dispersión. La dispersión es una de las propiedades básicas de la naturaleza orgánica, sin embargo se descuida notoriamente en todos los esquemas de especiación geográfica. El ciclo de vida de toda especie incluye una fase de dispersión. En la mayoría de los insectos con larvas ápteras la dispersión se produce en la fase adulta. En la mayoría de los animales marinos lo es la fase larvaria. La función de la dispersión (permitir que la especie se extienda a zonas previamente sin ocupar y a nichos incompletamente llenos) es demasiado conocida para justificar su estudio. Lo que con frecuencia se pasa por alto es que la consecuencia de esta dispersión es un gran mestizaje de poblaciones. Esto incluye individuos no sólo de diferente origen geográfico sino también de diferente origen ecológico. Tal dispersión también se verifica en especies específicas de huésped y en aquellas cuyo emparejamiento se verifica en la planta huésped. Como hemos visto, la fase de dispersión es lo que permite el intercambio de individuos en poblaciones incompletamente condicionadas.

Plasticidad ecológica y polimorfismo. Las poblaciones y las especies muestran mucha más variabilidad ecológica de la que señala la hipótesis

de la especiación ecológica. Esta variabilidad existe para individuos que pertenecen a una sola población y para las diversas poblaciones de una especie. Parte de la variación puede tener una base genética; sin embargo, gran parte de ella es, evidentemente, agenética. Donde quiera que una especie haya preferido una planta alimenticia, algunos individuos suelen encontrarse en otras especies de huésped, sea de modo excepcional o habitual. Si una especie está rígidamente ligada a una planta huésped en parte del margen de la especie, puede ser más plástica en otras partes. Toda población de una especie vive en un ambiente que difiere del de las otras poblaciones y su genotipo se está ajustando continuamente por selección a este ambiente local específico. La ocupación de múltiples nichos y el desplazamiento de un nicho a otro en una porción diferente del margen de la especie es la situación normal en la mayoría de las especies de animales. Si esto condujera a una formación de especies sin aislamiento geográfico se produciría un número de especies mucho mayor del que realmente existe. Interpretar la variabilidad ecológica de la especie como un mecanismo de especiación simpátrida es entender mal la función de esta variabilidad. La variación ecológica se ha interpretado equívocamente del mismo modo que una variación cromosómica. Ambos son mecanismos adaptativos más que dispositivos de especiación. Ambos, sin embargo, pueden facilitar y acelerar la especiación cuando se superponen sobre la especiación geográfica.

Dificultades genéticas. Por serias que sean todas las dificultades señaladas que se oponen a las hipótesis de especiación simpátrida el argumento realmente decisivo contra estas hipótesis procede del campo de la genética. Los hechos de que los cigotes en los organismos que se reproducen sexualmente sean diploides y de que la reproducción mantenga la cohesión genética de toda población local presentan obstáculos serios a todas las hipótesis de la especiación simpátrida.

El efecto de puente de los heterocigotes. Bateson y otros primeros mendelianos siempre buscaban el acontecimiento genético singular que diferenciaría una línea nueva que fuera estéril al cruzarse con la parental. Sin embargo, "un cambio genético singular no diferencia una estirpe nueva, cuyo cruce con la antigua sea estéril (Stern, 1936). Esto se ilustra bien con un sencillo modelo genético. Todos los individuos de una especie animal que se reproduzca sexualmente son diploides (por lo menos en un sexo). Una nueva mutación es siempre heterocigótica en un comienzo porque sólo se verifica en una de las dos dotaciones cromosómicas equivalentes. Por ejemplo, si, en una población homocigótica *aa*, una mutación dominante *A* tuviera que dar portadores estériles con *a*, cada portador del gene *A* sería automáticamente estéril (*aA*). Si la producción del genotipo *aA* se tradujese, no en esterilidad, sino meramente en aislamiento en la reproducción de *aa*, extinguiría también a los portadores de *A*, puesto que no tendría parejas potenciales, a menos que *A* estuviera sometida a un proceso sumamente improbable de mutación masiva o se adaptara a un modo asexual de reproducción. Incluso en tal caso segregaría un 25 por ciento de individuos *aa* por generación, lo que facilitaría un flujo continuo de genes desde la especie filial a la parental. Y éstas son sólo un corto número de las objeciones más obvias frente a la idea de que una sola mutación pudiera producir una nueva especie. Objeciones adicionales, más generales, se presentan en los Capítulos X y XVII.

Para que se produzca una especiación con éxito se requiere un mínimo de dos genes complementarios (Dobzhansky, 1937). Este proceso en su forma más sencilla se presenta en la Tabla XV-5. Supongamos que una población uniforme que sea homocigótica para los genes *a* y *b* está separada por aislamiento geográfico en dos poblaciones, 1 y 2. Postulemos que los individuos *AA* están aislados en la reproducción de los individuos *BB*.

TABLA XV-5. *Especiación por dos factores complementarios (población paternal* aabb)

Población I	*Población II*
Aislamiento	
aabb	*aabb*
Mutación a *A*	Mutación a *B*
Aabb	*aabB*
aabb	*aabb*
AAbb	*aaBB*
Selección de *AA*	Selección de *BB*
AAbb	*aaBB*

Si en la población 1 se verifica una mutación A el hecho se traducirá en la producción de una población individualmente variable con los tres genotipos *Aabb*, *aabb* y *AAbb*. Supongamos que la selección natural favorezca *AAbb* de modo que eventualmente esta población se haga homocigótica en lo que respecta a su constitución genética. Mientras esto sucede en la población 1, la población 2 experimentará una transformación paralela con el locus *b* mutándose al locus *B* lo que se traducirá en el genotipo *aaBB*. Si ahora el aislamiento geográfico entre las dos poblaciones se rompiera, podrían entremezclarse sin cruzamiento según nuestro postulado inicial de que *AA* está aislado de *BB*. De la Tabla XV-5 resulta evidente que en la fase intermedia, cuando cada población conste de tres genotipos, solamente una de las nueve posibles combinaciones de estos seis genotipos estaría reproductivamente aislada. Tal panmixia casi completa impediría, indudablemente, la especiación.

Nuestro modelo es una grosera simplificación, puesto que partimos de una población que supusimos homocigótica, al menos en lo que respecta a

los loci cruciales. De hecho, las poblaciones naturales son sumamente heterocigóticas y están compuestas de un ambiente genético que favorece la heterocigosidad. Existe, pues, un puente de heterocigosidad no meramente en uno o dos loci sino en decenas o centenares de ellos. No existe ninguna razón para dudar de que los genes implicados en la regulación de los mecanismos de aislamiento no sean, a la vez, parte de la cohesión total genética de la población (Capítulo X). Nuestra segunda simplificación es que consideramos que el aislamiento reproductivo puede determinarse por sólo dos loci. De hecho, como vimos en los Capítulos V y VI, el aislamiento en la reproducción suele poseer una base sumamente compleja y requiere muchos pasos mutacionales u otros reagrupamientos genéticos para completar el aislamiento reproductivo. Todas estas consideraciones ayudan a ponernos en claro por qué el aislamiento geográfico es un requisito previo para que se consiga una especiación.

Conclusiones

La discusión de la especiación ecológica simpátrida nos permite sacar la conclusión de que la hipótesis no es ni necesaria ni está defendida por hechos irrefutables. Pasa por alto el hecho de que la especiación es un problema de poblaciones, no de individuos, y menosprecia las dificultades planteadas por la dispersión y por la recombinación de genes durante la reproducción sexual. Como lo han mostrado Timoféef-Ressovsky (1943) y Mayr (1947), todas las poblaciones están definidas tanto geográfica como ecológicamente. El componente esencial de la especiación, el de la reordenación genética de las poblaciones, sólo puede verificarse si estas poblaciones están protegidas temporalmente de la afluencia perturbadora de genes ajenos. Esto se hace del mejor modo por factores extrínsecos, a saber, por aislamiento espacial. Parece que tal aislamiento espacial está siempre mantenido por barreras geográficas. No se excluye, sin embargo, totalmente la posibilidad de que formas con unas exigencias ecológicas extraordinariamente especializadas puedan diverger genéticamente sin ayuda de aislamiento geográfico; sin embargo, la gran masa de las pruebas defienden el otro modo alternativo de especiación.

Las exposiciones efectuadas en el capítulo y en particular las relativas a la especiación instantánea y simpátrida han mostrado que casi todos los modos posibles de especiación (Tabla XV-1) que se han sugerido son muy improbables y que los ejemplos presuntos concuerdan muy bien con la teoría de la especiación geográfica y que, de hecho se comprenden con más facilidad por esta interpretación que por ninguna otra. Parece, pues, claro que la especiación geográfica tiene una gran importancia para explicar el problema de la multiplicación de las especies. Dedicaremos todo un capítulo a este importante proceso.

Capítulo XVI

ESPECIACIÓN GEOGRÁFICA

La especiación geográfica es el modo de especiación casi exclusivo en los animales, y probablemente el más importante incluso en las plantas, según se admite hoy generalmente. Y, sin embargo, esta tesis fue enérgicamente combatida hasta hace sólo 25 años y un biólogo distinguido como Goldschmidt nunca la ha aceptado. La teoría de la especiación geográfica es una de las teorías claves de la biología evolucionista y parece importante presentarla con considerable detalle tanto en su historia como en las pruebas que confirman su veracidad.

El problema de la especiación es uno de los que ilustran con particular claridad la diferencia básica que existe entre el modo de pensar del biólogo funcional, atento primariamente a los mecanismos y su modo de operar y el del evolucionista que se ocupa de poblaciones naturales. En tanto que los evolucionistas desde 1869 han destacado que la estructura en población de la especie es la clave del problema de la especiación, seguimos encontrando una preocupación completa con los mecanismos en publicaciones recientes como las de Fisher (1930), Muller (1940) y Babcock (1947a,b). Lo mal que los genéticos comprendían el problema de la especiación antes de Dobzhansky (1937) resulta del hecho de que R. A. Fisher (1930) como "lema" de su Capítulo I citó con evidente aprobación la aseveración de W. Bateson, "Como Samuel Butler dijo con tanta verdad: "a mí me parece que el 'origen de la variación', cualquiera que sea, es el 'origen de la especie'"". En otras palabras, la mutación es el único origen de las especies.

Actualmente el problema básico de la especiación es explicar el origen de las lagunas entre especies simpátridas. Estas soluciones de continuidad, como vimos en el capítulo 5, son netas, bien definidas y están mantenidas por mecanismos de aislamiento. Mientras se consideraron las especies de modo estático, tipológico y adimensional resultó virtualmente imposible resolver el problema de cruzar estas lagunas. Por consiguiente, se denominaron, con buenas razones, "lagunas sin puentes", por Turesson, Gold-

schmidt y otros. Durante gran parte del siglo pasado, en tanto prevalecieron conceptos tipológicos, no parecía posible otro modo de originarse las especies que por saltos bruscos, por macromutaciones. La única alternativa que parecía posible era saltar al otro extremo y negar redondamente la existencia de discontinuidades y creer en el origen gradual de nuevas poblaciones de especies sin aislamiento geográfico, por un proceso que podría denominarse especiación simpátrida. El Capítulo XV ha mostrado lo poco satisfactorias que resultan ambas hipótesis.

Un tercer modo hoy conocido y más plausible de resolver el problema aparentemente insoluble de las lagunas insalvables resultó posible por un cambio en los conceptos de la sistemática. Este cambio consistió en la dilatación de la especie desde la especie adimensional y tipológica a la especie multidimensional y politípica que se describió en el Capítulo XII. Finalmente la labor de numerosos taxonomistas culminó en la teoría de la especiación geográfica que asevera que, en los animales que se reproducen sexualmente, se desarrolla una nueva especie cuando "una población que esté geográficamente aislada de su especie parental adquiera durante este período de aislamiento caracteres que favorezcan o garanticen el aislamiento reproductivo cuando hayan de romperse las barreras externas" (Mayr, 1942).

Historia

Nos ayudará a entender esta tesis la revisión de parte de su historia. Muchos naturalistas a finales del siglo XVIII y comienzos del XIX estaban ya profundamente atentos a la importancia de los factores geográficos en la especiación. De hecho eran conscientes de los dos aspectos del concepto de especiación geográfica, la "variación climática" y el aislamiento, pero no conseguían unir los dos factores en una teoría coherente. La variación climática fue descrita y destacada entre otros por Buffon, Pallas, von Baer y Faber (Stresemann, 1951:198). Sin embargo, cada uno de estos autores negaba explícita o implícitamente que el hecho tuviera nada que ver con el origen de nuevas especies. Gloger, que ya en 1833 dedicó todo un volumen (159 páginas de apretada lectura) al tema de *The Variation of Birds Under the Influence of Climate* (la variación de las aves bajo la influencia del clima), consideró al parecer esta variación geográfica como una adaptación no genética a condiciones locales. La mera observación del fenómeno de la variación geográfica no bastaba para edificar una teoría de la especiación geográfica, ni tampoco la observación de la importancia del aislamiento. Wollaston (1856), en un estudio de los insectos (en particular de los coleópteros) de las islas Canarias, apreció perfectamente la importancia del aislamiento. Comparó las formas de las diversas islas entre ellas y con las más próximas del continente, y destacó cómo afectaba el aislamiento a cada uno de los caracteres: "el aislamiento cuando se prolonga durante suficiente tiempo tiene una tendencia directa a disminuir el tamaño corporal de las tribus de insectos o a neutralizar su capacidad de vuelo" (pág. 84); "el aislamiento, en casi todos los casos, con el transcurso del tiempo afecta más o menos sensiblemente a la forma exterior del insecto" (pág. 452). Ilustró esta tesis con numerosos ejemplos y sin embargo se mantuvo ciego para las consecuencias obvias de estas observaciones. Como devoto creacionista, sacó la siguiente conclusión de sus estudios: "debe parecer extraño que haya naturalistas... que defiendan una doctrina tan monstruosa como el paso de una especie a otra" (pág. 186). Hay que notar lo ciego que puede ser un hombre no preparado para ver la verdad que se impuso con tanta evidencia a Darwin, Wallace y Wagner en sus estudios paralelos y casi simultáneos de faunas insulares.

Unos pocos profetas anteriores vieron las cosas en lo esencial como eran pero no insistieron sobre el punto y desconocemos la influencia que alcanzaron sus aseveraciones. El más notable de estos autores fue Leopold von Buch, que escribió en una descripción de la fauna y flora de las islas Canarias (1825):

> Los individuos de un género avanzan sobre los continentes, se desplazan a lugares muy distantes, forman variedades (según sean las diferencias de las localidades en alimento y suelo) que, debido a su segregación [aislamiento geográfico], no pueden cruzarse con otras variedades y de este modo volver al tipo principal original. Finalmente estas variedades se hacen constantes y se transforman en especies distintas. Posteriormente pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos ya no se cruzarán y se comportarán como "dos especies verdaderas diferentes".

Esta aseveración tiene un cariz notablemente moderno y, si se sustituyeran unos cuantos términos, podría pasar por una descripción moderna del proceso de la especiación geográfica. Dos de los puntos señalados por von Buch, a saber, el de que el aislamiento geográfico que necesita para que la diferencia "se vuelva constante" y el de que la prueba de la diferencia entre especies se dé por su eventual aislamiento en la reproducción es notable que no se reconozca con la misma claridad por autores posteriores. La teoría de von Buch, que concuerda tan bien con sus observaciones de viaje en el *Beagle*, impresionó profundamente a Darwin, como resulta claramente de su libro de notas (De Beer, 1960, 1961). Lo alto que tasaba Darwin el papel del aislamiento geográfico en sus primeros años, salta a la vista en su correspondencia en 1844 con Hooker: "¿Conoce usted algún otro caso de archipiélago, además del de las Galápagos, con islas separadas que posean distintas especies representativas?" y "Con respecto a la creación o producción original de nuevas formas... el aislamiento

parece ser el elemento principal". Sin embargo, posteriormente, bajo la influencia de su trabajo con animales y plantas domésticos abandonó cada vez más el aislamiento como factor evolutivo importante (Darwin, 1859) y su correspondencia con Wagner en 1868 demuestra cuán grande era la confusión que padecía sobre este punto: "Sin embargo, no puedo dudar de que muchas especies nuevas se han desarrollado simultáneamente dentro de la misma área continental" y así sucesivamente. Las razones de la incapacidad de Darwin para apreciar el papel de aislamiento geográfico las he discutido en otro lugar (Mayr, 1959a). Entre ellas destaca que confundía el cambio evolutivo con la multiplicación de las especies, y el uso ambiguo que hacía del término "variedad" (para individuos y para poblaciones). Finalmente, la definición darwinista de especie, esencialmente tipológica, le impidió percibir los aspectos claves del problema de la especiación.

Otros naturalistas viajeros del período prestaron más atención a los aspectos geográficos de la especiación. Bates (1863) en su exploración de la cuenca del Amazonas encontró numerosos ejemplos en que el río (o uno de sus afluentes) separaba especies geográficamente representativas. "Un gran número existe solamente en la forma de variedades locales fuertemente modificadas; de hecho, muchas están tan transformadas que pueden pasar por especies distintas... Parece percibirse aquí un vislumbre de cómo se crean nuevas especies en la naturaleza." Ejemplos específicos de especiación geográfica, citados por Bates, son *Papilio echelus* en Para, al este del río Tocantins, y *P. aeneides* al oeste del Tocantins (págs. 120-121), y *Papilio lysander* en la parte alta del Amazonas y *P. parsodes* en la desembocadura del Amazonas (págs. 304-305). Sin embargo Bates, y lo mismo puede decirse de Wallace, su igual de las Indias Orientales, aunque perfectamente conscientes del hecho del aislamiento geográfico y de la importancia de las barreras geográficas, así como de las características aberrantes de las poblaciones aisladas, nunca consiguieron fusionar estas observaciones en una teoría unitaria.

El mérito de haberlo logrado pertenece al gran viajero y naturalista Moritz Wagner, que propuso la teoría del aislamiento geográfico en 1868 en su *Migrationsgesetz der Organismen*. Una versión muy ampliada y algo revisada se publicó en 1889, después de su muerte, y fue denominada más correctamente "la teoría de la separación". Wagner, que había adquirido gran experiencia de coleccionista en Asia, África y América, había observado que los parientes más íntimos de una especie dada estaban casi invariablemente en una zona adyacente y normalmente separados por barreras geográficas. Sin embargo, nunca habían encontrado pruebas de especiación simpátrida. Por eso aseveró que "la formación de una variedad real, que Mr. Darwin considera una especie incipiente, sólo puede verificarse en la naturaleza dónde algunos individuos puedan atravesar los pre-

vios bordes de su margen y separarse durante un período largo de los otros miembros de su especie". Aunque Darwin en una carta a Wagner admitió que era un punto importante que él había pasado por alto, de su correspondencia se deduce que Darwin en modo alguno apreció su verdadera importancia. Esto en parte fue culpa del propio Wagner. No hay duda de que Wagner presentó algunas observaciones importantes en apoyo de la influencia del aislamiento, pero no consiguió perseverar en su razonamiento con respecto al papel del aislamiento. Wagner, como Darwin, pasó por alto la diferencia entre verdadera especiación y evolución filética, e insistió en que el aislamiento geográfico era necesario no sólo para la multiplicación de la especie sino también para su cambio evolutivo. Darwin y Weismann (1872) se apresuraron a señalar que así no sucede. La confusión general sobre el papel del aislamiento, incluso en las mentes de los pensadores más claros, destaca de la siguiente observación de Weismann (1902:319):

> Sería un grave error suponer que todo aislamiento de porciones de una especie conduciría de pronto a su transformación en una nueva especie ni incluso, como opinó primero Moritz Wagner y luego Dixon y Gulick, que el aislamiento sea una condición indispensable para la transformación de especies y que no sea la selección, sino exclusivamente el aislamiento lo que permite la transformación de una especie, es decir, su desdoblamiento en varias formas... el polimorfismo de los insectos sociales demuestra que una especie puede desdoblarse en varias formas dentro de una misma área por efecto de la selección natural exclusivamente.

Afirmaciones semejantes se han hecho por otros contemporáneos. En mayor o menor grado todos confunden la evolución filética con la especiación y los individuos morfológicamente distintos con las especies; no consiguieron apreciar la importancia de las poblaciones y pensaban que tenían que elegir entre selección y aislamiento. Todavía más ciegos fueron los primeros mendelianos, en particular Bateson y De Vries (v. pág. 527).

Los naturalistas entretanto demostraron todavía más concluyentemente que la especiación es un fenómeno que implica poblaciones geográficamente aisladas. Después de Wagner, fue particularmente Gulick (1887), en sus estudios sobre los caracoles Achatinella de las islas Hawai quien destacó la gran importancia de la segregación de poblaciones. Su opinión de la importancia del aislamiento se confirmó mucho por los malacólogos como Kobelt y los Sarasin (véase Capítulo XII) que establecieron especies politípicas difundidas. Entre los ornitólogos fue particularmente Seebohm (1888) quien asoció el conocimiento rápidamente creciente de la variación geográfica de aves con principios de Wagner. "La evolución puede progresar de una edad a otra, pero sin aislamiento no pueden producirse nuevas especies. Por mucho que una especie pueda cambiar por evolución, los efectos de barrido del cruzamiento impiden que en un mo-

mento dado sea más de una especie". Seebohm criticó con particular energía las publicaciones de Romanes que se había esforzado en demostrar que el aislamiento geográfico es innecesario y que la "selección fisiológica" es lo único que se necesita para la formación de las especies" (véase Capítulo XV). Un número creciente de taxonomistas (por ejemplo Dixon, Steere, Staudinger) adoptaron las conclusiones de Wagner durante el decenio de 1880 a 1890.

Tal vez las afirmaciones más lúcidas sobre la especiación geográfica fueran las del entomólogo K. Jordan * (1896). Incluso con más claridad que Seebohm reconoció el papel particular del aislamiento y la necesidad simultánea de "transmutar" factores durante el aislamiento "Sólo hay un modo posible de producirse la bifurcación de una especie en dos o más; es la combinación del aislamiento y de factores transmutadores". Jordan parece haber sido el primer biólogo que se ha planteado claramente que la especiación es el producto a la vez de la mutación y del aislamiento. Wagner había descuidado uno de los dos factores; los darwinistas y después los mendelianos el otro. Jordan se hizo una idea clara del proceso de la especiación geográfica:

> Las razas geográficas así producidas [por aislamiento] debemos suponer que al principio son inconstantes, y se hacen cada vez más constantes y divergentes por la influencia incesante de los factores transmutadores, y al final devienen una forma modificada de modo que nunca se fusionará ni con la forma parental ni con formas hermanas, y que, por ello, concuerda con la definición del término de "especie"... Como este tipo de bifurcación de especies es el único posible [habla como zoólogo]... el estudio de variedades localizadas tiene máxima importancia para la teoría de la evolución: *el estudio de razas o subespecies geográficas o de especies incipientes es un estudio del origen de especies.*

Aunque Jordan expresó sus conclusiones de modo más conciso que ninguno de sus contemporáneos, el estudio de los escritos de los zoólogos sistemáticos, progresivos, de principio de siglo muestra claramente con cuánta unanimidad atribuían la multiplicación de las especies al proceso de la especiación geográfica. Estas conclusiones unánimes y bien apoyadas eran ignoradas totalmente o atacadas acerbamente por los biólogos experimentales contemporáneos, incluyendo los criadores de animales y plantas. Esta situación persistió a pesar de los esfuerzos extremados de varios wagnerianos (por ejemplo, Jacobi, 1900; Döderlein, 1902; y en América particu-

* Ha sido desafortunado y origen de mucha confusión el hecho de que tres biólogos apellidados Jordan hayan escrito sobre especies y especiación. Para impedir errores ulteriores deben identificarse del modo siguiente: Alexis Jordan, botánico francés (1814-1897) que escribió sobre especies elementales (principalmente de clonas apomixtas y de series aneuploides) denominadas jordanonas por Lotsy; David Starr Jordan (1851-1931), ictiólogo americano, presidente de la Universidad de Stanford, en cuya memoria J. A. Allen propuso el nombre de "regla de Jordan"; y Karl Jordan (1861-1957), entomólogo nacido y educado en Alemania que publicó la mayoría de sus investigaciones como conservador de insectos en el Museo de Rothschild en Tring, Inglaterra (Mayr, 1955b).

larmente D. S. Jordan) por ganar partidarios para las opiniones de Wagner.

D. S. Jordan (1905) escribe que la conclusión de Wagner de "que el aislamiento geográfico es un factor o condición de la formación de toda especie..., se admite como casi evidente por todo investigador competente de las especies... pero los principios sentados por Wagner se han olvidado casi universalmente en la literatura actual sobre la evolución". En particular D. S. Jordan destaca el punto en que insiste con más frecuencia Wagner, a saber, que formas íntimamente emparentadas (especies o subespecies) se dan en áreas adyacentes. Cuando J. A. Allen sugiere en una revisión que esta observación debería llamarse la "ley de Jordan", Jordan (1908) modestamente señala que él no hacía más que insistir en lo que Wagner había sentado 35 años antes. Tenía razón; si hubiera que dar nombre a la ley, debería ser sin duda "ley de Wagner". Sería fútil intentar dar un catálogo exhaustivo de los partidarios de la teoría de la especiación geográfica durante las primeras cuatro décadas de este siglo. Tal lista virtualmente incluiría los nombres de todos los taxonomistas que han escrito sobre formación de especies animales. Stresemann (1919) y Rensch (1929) son los dos representantes más recientes de esta escuela de pensamiento.

La ceguera universal de los genéticos y de los evolucionistas experimentales de que se queja D. S. Jordan parece difícil de entender cuando se considera retrospectivamente. Tenía múltiples raíces, la más importante, sin duda, era que los naturalistas trabajaban con poblaciones naturales y habían por ello aprendido que la especiación es un problema de poblaciones. Los hombres de laboratorio y los criadores se ocupaban de individuos y de la descendencia de individuos por lo que eran partidarios consecuentes de conceptos tipológicos. La situación empeoró por la división de la biología en compartimientos durante este período. Se trataba del momento de la especialización creciente y nadie prestaba mucha atención al trabajo de los especialistas de otros campos. No había llegado el momento en que los naturalistas y los experimentadores unieran sus fuerzas. Cuando, rara vez, se considera el problema de la especiación en los escritos evolutivos de este período casi siempre se le intenta resolver por alguna teoría de especiación simpátrida o por salto. Entre los botánicos, la especiación geográfica se ignoraba casi totalmente excepto por unos cuantos autores continentales (por ejemplo, von Wettstein, Cajander). Creo que Baur (1932) y Stebbins (1950) fueron los primeros botánicos que destacaron debidamente el aislamiento geográfico entre los factores de especiación.

El objeto de esta revisión histórica no es sólo mostrar la fuente de los diferentes conceptos de que está compuesta la teoría de la especiación geográfica, sino destacar su edad venerable. Como acaban de tomar cuenta de ella los botánicos, paleontólogos y genéticos, a veces se considera erróneamente como una teoría "nueva". Es completamente falso. Las prime-

ras enunciaciones se remontan a hace 135 años y el pleno desarrollo de la teoría por Wagner tiene más de 90 años; desde entonces ha sido comprobada y recomprobada por tres generaciones de sistemáticos. Es uno de los ejemplos más interesantes de una teoría fundada de modo estrictamente empírico y con la que se contestó el cómo unos 100 años antes que el por qué.

Pruebas de la especiación geográfica

Toda revisión genérica moderna hecha con cuidado aporta nuevas pruebas de especiación geográfica. Sin embargo, las pruebas taxonómicas no dan más que inferencias y algunos partidarios de los saltos siguen rechazándolas. Sabiendo que existen varios modos posibles de especiación (Capítulo XV), los investigadores de la evolución tropiezan con una dificultad metodológica. La especiación es un proceso histórico lento y, excepto en el caso de la poliploidia, no puede nunca examinarse directamente por un observador. ¿Existe algún método por el que los acontecimientos lentos del pasado puedan reconstruirse y "demostrarse"?

Sí, existe, y este método está bien comprobado porque el evolucionista no es el único que lo utiliza. Todo científico que tenga que interpretar acontecimientos pasados, sea arqueólogo, historiador, geólogo o todo el que, como el citólogo, haya de estudiar procesos dinámicos que sólo puede observar en fases fijas definidas (como las fases de la división celular), se enfrenta con la misma dificultad que resuelve con ayuda del mismo método. Evidentemente no puede experimentar, pero, aunque este hecho pueda escapar a algunos de los experimentalistas más entusiastas existen otros métodos científicos legítimos además de la experimentación. El método más conveniente para nuestro propósito consiste en la reconstrucción de una serie esencialmente continua disponiendo las fases fijas en la secuencia cronológica correcta.

Precisando más nuestro propósito, sería posible, por ser la especiación un proceso lento, presentar poblaciones naturales en todas las fases de su "devenir una especie". La cuestión es entonces: "¿Por qué fases ha de pasar una población en el proceso de constituirse en una especie distinta?". Darwin y otros evolucionistas antiguos eran completamente conscientes de este modo de abordar el problema y buscaban "especies incipientes". Una "variedad", declaraba Darwin, es tal especie incipiente, pero su estudio de las variedades no fue muy fecundo porque no distinguió entre individuos variantes y poblaciones variantes. Resulta más fructífero partir del supuesto de que la especiación es un fenómeno de poblaciones y buscar las poblaciones que son especies incipientes o que parece que acaban de terminar el proceso de la especiación ("especies nuevas"). La cuestión a la que hay que responder respecto a tales poblaciones es si su pauta de distribución y otras características concuerdan con la teoría de la especiación geográfica. Hay tres tipos de fenómenos que nos proporcionan datos sobre esta cuestión: *a*) niveles de especiación, *b*) variación geográfica de caracteres de especies, y *c*) casos límites y pautas de distribución.

Niveles de especiación

Numerosos grupos de especies, analizados recientemente por toda su área de distribución, se ha observado que constan de poblaciones que representan todas las fases de divergencia hasta llegar a una especiación completa (por ejemplo, Huxley, 1942; Mayr, 1942; Dobzhansky, 1951; R. R. Miller, 1948). Como ejemplo, podemos recordar los descubrimientos en el género *Drosophila* (Patterson y Stone, 1952:548):

> Estamos intentando particularmente demostrar diferentes grados de divergencia y la diferencia correlacionada en factores implicados en las varias estirpes disponibles [de *Drosophila*]. Estos grados varían desde el aislamiento de estirpes parciales (*repleta, peninsularis*), hasta divergencias subespecíficas (*texana-americana, fulvimacula-flavorepleta*), hasta especies íntimamente relacionadas (*virilis-texana, mojavensis-arizonensis*), hasta especies de parentesco lejano dentro del mismo grupo de especies, que no se cruzarían, y hasta miembros de diferentes grupos de especies y subgéneros de *Drosophila* que ordinariamente no muestran interés ni intentan conjugarse entre sí. Hemos podido mostrar la existencia de algún aislamiento entre subespecies o incluso entre estirpes. Creemos que estas pruebas apoyan la opinión de que las diferencias entre especies ordinarias se han producido por la acumulación de pasos, pasando por estirpes alopátridas y subespecies alopátridas hasta llegar a especies.

Situaciones análogas se han descrito en numerosos géneros de invertebrados y vertebrados. Un caso conocido es el de los peces "platyfish" de América central (grupo de especies *Xiphophorus maculatus*) excelentemente analizado por Gordon y col. (Fig. XVI-1). La especie más septentrional (*X. couchianus*) está restringida a un solo sistema fluvial. Al sur sigue *X. variatus*, que tiene tres subespecies bien definidas en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz, Méjico, de las que la subespecie *xiphidium* es tan distinta que durante mucho tiempo se ha considerado como una especie verdadera. En el extremo meridional se encuentra *X. maculatus*, famoso por el polimorfismo de la pautas de sus manchas, que se encuentra en numerosos sistemas fluviales desde Veracruz hasta Honduras Británica. Las frecuencias de las pautas micro y macromelanóforas difieren de río a río y los cruces de poblaciones han revelado otras diferencias genéticas, por ejemplo los mecanismos determinantes del sexo. Tenemos aquí una serie de poblaciones emparentadas, alopátridas, que demuestran todas las fases desde la de raza genética local, a las de subespecie ordi-



FIG. XVI-1. Distribución de las especies y subespecies que constituyen la superespecie *Xiphophorus maculatus.* (Según Rosen, 1960.)

naria, subespecie casi específicamente distinta *(xiphidium)*, y especie verdadera *(couchianus)*.

Los descubrimientos en otros grupos de especies recientemente analizados confirman plenamente lo que hemos señalado en *Drosophila* y *Xiphophorus*. Observamos que, en todo género que evoluciona activamente, existen poblaciones que se distinguen difícilmente unas de otras, otras que son subespecies, otras que han alcanzado casi el nivel de especie y finalmente otras que son especies genuinas. A veces éstas son todavía alopátridas; en otros casos, las más distintas pueden haber sobrepasado ya los márgenes de sus parientes más inmediatos. Impresiona observar la jerarquía completa de los sucesivos niveles de especiación sin mirar un solo

fósil. El hecho de que estas poblaciones cada vez más distintas permanezcan alopátridas hasta haber alcanzado el nivel de especie constituye una de las más importantes pruebas de especiación geográfica.

Igualmente impresionante es un estudio de la historia de la colonización de áreas aisladas. En los casos de la fauna aviar australiana (Mayr, 1944) y norteamericana (Mayr, 1946a) he mostrado que los primeros inmigrantes procedentes de Asia han evolucionado dando nuevas familias y géneros y estos últimos, posteriormente, nuevas especies o subespecies, en tanto que los colonizadores más recientes no han comenzado aún a formar especies. También aquí tenemos una estrecha correlación entre grado (y duración) del aislamiento geográfico y nivel de especiación. Silas (1956) ha observado lo mismo en los peces de agua dulce de Ceilán. De las 56 especies indígenas de Ceilán, 2 han alcanzado el nivel genérico, 10 el específico y 10 el subespecífico; 34 especies siguen siendo taxonómicamente idénticas a peces de la India continental. Análisis semejantes se han hecho en muchas áreas aisladas.

La unidad de especiación. La subespecie se considera la "especie incipiente" en gran parte de la literatura sobre la evolución. Goldschmidt (1952a:84) plantea correctamente la cuestión de si la subespecie, por ser una respuesta meramente ecotípica al ambiente local, tiene gran parte del potencial de una especie incipiente. Como hemos señalado antes (Capítulo XIII) es ínsula geográfica y no la subespecie lo que constituye la especie incipiente. Una ínsula geográfica, si se ha establecido recientemente, puede ser todavía indistinguible de la especie de que procede, o puede constar de una sola o de varias subespecies. El concepto de especie incipiente está, pues, correlacionado fluidamente con las categorías intraespecíficas del taxonomista. Lo que realmente debe estudiar el investigador de la especiación es la ínsula geográfica.

Dos corolarios de la teoría de la especiación geográfica son que debe existir variación geográfica en los caracteres de las especies y que la pauta de distribución de las poblaciones naturales debe reflejar la ruta de la especiación geográfica. Todo hecho que apoye estos corolarios constituye una prueba más de la especiación geográfica. Estos hechos se presentan en las secciones que siguen.

La variación geográfica de los caracteres específicos

Se pueden resumir las pruebas presentadas en el Capítulo XI diciendo que todo carácter que se haya descrito como característico de una especie se sabe que está sometido también a variación geográfica. Especial interés ofrecen los caracteres de especie (estudiados en los Capítulos IV y V) que facilitan la simpatría de las especies emparentadas; a saber, los mecanismos de aislamiento y los factores de incompatibilidad ecológica. Si la

especiación es geográfica, estas dos series de caracteres deben estar mucho más sometidas a variación geográfica que los caracteres morfológicos. Esta conclusión, de hecho se apoya en muchas pruebas.

Propiedades ecológicas. En toda especie difundida que se haya estudiado cuidadosamente se ha observado que existen poblaciones, representativas geográficamente, que difieren entre sí en mayor o menor grado en su ecología. En el zorzal insular *(Turdus poliocephalus)*, las poblaciones de Bougainville y Kulambbangra en las islas Salomón viven en bosques de alta montaña a altitudes superiores a 2 000 metros. En la inmediata isla de Rennell la especie se da sobre tierras bajas y puede vivir sobre arrecifes de coral a lo largo de la costa. La especie *Rhipidura rufifrons* muestra una variabilidad similar de necesidades ecológicas. En un grupo de islas se da bien en bosques bajos costeros, bien en bosques de lluvias de tierra baja, bien en bosques de la montaña. El zarcero de Wilson *(Wilsonia pusilla)* de Norteamérica se da en pantanos musgosos canadienses, en el este, mientras que se encuentra en chaparrales y en otras áreas expuestas al calor y bastante áridas del oeste. La considerada raza del zorzal *Luscinia akahige* vive sobre las montañas del Japón por encima de 1 000 metros y anida en el suelo; la denominada raza *tanensis* de las Siete Islas se da al nivel del mar y anida en huecos de los árboles a 1-3 metros del suelo (Jahn, 1942). La extensa variación geográfica en la utilización del habitat de los herrerillos de Eurasia *(Parus)* se ha descrito con detalle por Snow (1954b). Otros casos se han estudiado por Mayr (1942, 1951a), Stresemann (1943), Stegmann (1935). Huxley (1942) y Hamilton (1962). La variación geográfica en la ocupación de habitat no está, en modo alguno, limitada a los mamíferos y aves. Ciertas especies de mosquitos, como *Anopheles pseudopunctipennis, A. bellator* y *A. labranchiae* penetran en las casas en parte de su margen geográfico, pero no lo hacen en otros (Rozeboom, 1952). En la mayoría de los casos las exigencias de nicho de una especie permanecen notablemente constantes sobre amplias áreas donde las poblaciones sean contiguas y se produzca sin impedimento el flujo de genes. Los desplazamientos ecológicos son característicos de ínsulas geográficas o de zonas de contacto secundario.

Es fácil ver que tales desplazamientos preadaptan las poblaciones para una simpatría eventual. Sobre la base de las observaciones disponibles yo me atrevería a sospechar que la exclusión ecológica (Capítulo IV) de especies incipientes está en la mayoría de los casos bien establecida antes de que se establezca el contacto secundario.

Mecanismos de aislamiento. La barrera de esterilidad es el mecanismo de aislamiento para la variación geográfica de que tenemos mejores pruebas. Las primeras observaciones de esterilidad parcial entre razas geográficamente distantes de la misma especie han sido revisadas por Dobzhansky (1951), Ford (1949), Huxley (1942), Mayr (1942), Patterson y Stone (1952) y Rensch (1929). El género bien estudiado *Drosophila* proporciona muchos ejemplos. En *D. pallidipennis* no existe ningún aislamiento sexual entre una subespecie de Veracruz, Méjico, y una de São Paulo, Brasil, y machos y hembras se cortejan al azar. El emparejamiento de cromosomas en los cromosomas de las glándulas salivales de larvas híbridas es casi perfecto, sin embargo los machos F_1 son tan estériles como machos F_1 híbridos de especies (Patterson y Dobzhansky, 1943). Otras especies de *Drosophila* en que se han observado barreras de esterilidad entre razas geográficas son *D. peninsularis, D. macrospina, D. athabasca, D. virilis* (Patterson y Stone, 1952), *D. tropicalis* (Townsend, 1954), *D. cardini* (Heed y Krishnamurthy, 1959) y *D. paulistorum* (Ehrman, 1960a). La reducción de la fertilidad se ha observado también en cruzamientos entre copépodos *(Tisbe reticulata)* procedentes de Inglaterra y de la laguna veneciana (Battaglia, 1956) y entre varias poblaciones de *Tigriopus fulvus* (Bozic, 1960), para citar casos de animales marinos, en un caracol de agua dulce sudamericano (Paraense, 1959), y en otras numerosas especies terrestres, de agua dulce y de agua marina (por ejemplo, Kawamura y Kobayashi, 1960, Chabaud, 1954). Aunque la mayor cantidad de esterilidad suele producirse entre las poblaciones más distintas, la cantidad de esterilidad no está totalmente correlacionada con la distancia. Poblaciones bastante distintas resultan a veces más fecundas entre sí que cada una de ellas con poblaciones mucho menos alejadas.

Las barreras etológicas constituyen el mecanismo de aislamiento más importante en los animales. Desgraciadamente, las pruebas de la existencia de tales barreras entre razas geográficas de una especie son escasas. El aislamiento sexual incipiente en la lagartija acuática japonesa *Triturus pyrrhogaster* ha sido establecida para razas procedentes de las islas Amamioshima, Kyushu y varios puntos de Honshu (Kawamura y Sawada, 1959). El aislamiento es casi completo, incluso entre dos poblaciones de las islas Honshu. Sin embargo, los híbridos son perfectamente viables. La desaparición del galanteo entre machos y hembras de diferentes razas parece deberse a que no es adecuado el estímulo químico mutuo. La labor primera sobre variación geográfica de mecanismos de aislamiento entre animales esencialmente olfativos (que reaccionan a estímulos químicos) se hizo por criadores de mariposas. Standfuss (1896:107) observa en la mariposa atigrada *(Panaxia dominula)* que las hembras recién salidas del huevo de la subespecie italiana *persona [italica]* cuando se exponen cerca de Zurich (Suiza), atraen a pocos machos de la subespecie nativa *dominula*, aunque aparecen en gran número en un lugar inmediato donde se dejan hembras salidas del huevo de la *dominula* nativa. Se comienza también a encontrar pruebas de la variación geográfica de los mecanismos de aislamiento en *Drosophila* (por ejemplo, Koref-Santibáñez y del Solar, 1961). Según Goetze y Schmidt (1942) el zángano *(Apis mellifica)* tiene un órgano especial olfa-

tivo que varía geográficamente y que puede resultar importante en el galanteo. Sería interesante saber si esta diferencia en el olfato es lo que impide el cruzamiento de las abejas europeas con la india aunque se cree que están unidas por una serie de poblaciones graduales.

Las pruebas de la variación geográfica del aislamiento etológico basado en estímulos visuales se limitan casi totalmente a inferencias. Las plumas de aves del paraíso (Paradisaeidae) varían geográficamente hasta un grado tal que cabría esperar diferencias en las posturas de galanteo y en las respuestas de las hembras, particularmente en los géneros *Astrapia, Parotia* y *Paradisaea*. Un análisis de tales diferencias resultaría particularmente interesante, ya que en estos géneros están representados todos los grados de especiación. En dos especies de cangrejos *(Uca princeps* y *U. beebei)* los machos procedentes de Ecuador poseen pautas de color nupcial más avanzadas que los de Panamá (Crane, 1944). Se dan diferencias de conducta entre razas geográficas de aves (Curio, 1961; McKinney, 1961), pero se desconoce hasta qué grado el hecho afecte los mecanismos de aislamiento.

La variación geográfica del canto, importante mecanismo de aislamiento en las aves, es frecuente. Benson (1948) encuentra una variación geográfica manifiesta de canto en 33 de 210 especies de aves africanas examinadas por él. Varios casos han sido revisados por Mayr (1942). El herrerillo del Pacífico *(Acrocephalus)*, por ejemplo, posee en la isla de Guam un canto tan hermoso que el ave se denomina el herrerillo ruiseñor; en otras islas el canto es corriente, y en Pitcairn parece haberse perdido. Lack y Southern (1949) han descrito numerosas diferencias de canto en especies europeas de aves observadas entre Inglaterra y Tenerife. El canto nupcial es el más importante mecanismo de aislamiento de muchos ortópteros. En este grupo también se ha descrito variación geográfica de canto (por ejemplo, véase Cantrall, 1943), pero en vista de las numerosas especies gemelas, aún no descritas, de saltamontes, ninguno de los casos registrados parece establecido de modo inequívoco. Se han señalado (Bogert, 1960) varios casos de variación geográfica en las llamadas de los anuros, y el perfeccionamiento de la especiación por este proceso parece probable al menos en un caso (Blair y Littlejohn, 1960).

Aunque las armaduras genitales de los insectos ya no se consideren importantes mecanismos de aislamiento, tiene interés señalar que existe mucha variación geográfica en estas estructuras (véase Capítulo V). Vanderplanck (1948) ha demostrado que los genitales de moscas tsetsé *(Glossina)* procedentes de diferentes regiones pueden variar tanto, a veces, que una cópula de individuos que pertenezcan a dos subespecies determina la muerte de la hembra, como por ejemplo en el caso de *G. palpalis* (véase también Machado, 1959). La fuerte variación geográfica de la estructura de los genitales se ha demostrado en peces (Rosen y Gordon, 1951), insectos, arañas, crustáceos y moluscos.

En último término, todas estas diferencias de fecundidad, estructura, ecología y conducta entre razas geográficas de una misma especie no son sino reflejo de una diferencia general en su constitución genética. Cuanto mayores sean las barreras que se oponen al flujo de genes entre poblaciones y más intensa su necesidad de adaptación local, mayor será la reestructuración genética y mayor la probabilidad de cambios en los componentes de los mecanismos de aislamiento. De la magnitud de las alteraciones genéticas en las razas geográficas dan idea los trastornos de desarrollo en los cruzamientos de razas de *Rana pipiens* (Moore, 1946) y *Rana temporaria* (Kawamura y Kobayashi, 1959), los trastornos registrados con frecuencia en la determinación del sexo (por ejemplo, Goldschmidt, 1934 en *Lymantria*), el cambio de dominancia (Ford, 1949) y otros aspectos de variación geográfica que consideraron en el Capítulo XI.

Considerando el enorme número de especies existentes, hay que admitir que el estudio de la variación geográfica de la estructura genética de la especie está en la infancia. Sin embargo, pueden hacerse algunas generalizaciones. Aunque no haya dos poblaciones de animales sexuales genéticamente idénticos, las diferencias entre poblaciones que intercambian genes libremente suelen limitarse a cambios relativamente intranscendentes en las frecuencias de genes y en las ordenaciones de cromosomas. Los cruzamientos entre tales poblaciones, aunque sean fenotípicamente diferentes, no se traducirán en serios trastornos de desarrollo, esterilidad, razones aberrantes de sexos, intersexos, ni en otras manifestaciones de incompatibilidad genética. Cuanto más barreras extrínsecas se opongan al flujo de genes y mayor sea la distancia de las poblaciones, tanto mayor es la probabilidad de un profundo cambio genético. El efecto cohesivo del flujo de genes y la importancia de la ruptura geográfica para la reconstitución genética (Mayr, 1954a) se reflejan abundantemente en las pautas de la variación geográfica.

Casos límites y pautas de distribución

La ínsula geográfica es la unidad clave en el proceso de especiación geográfica. Teóricamente habría la posibilidad de encontrar ínsulas en todas las fases de especiación. Además, especies nuevas, deberían encontrarse con frecuencia bien como especies alopátridas de la especie de la que se hayan bifurcado o bien comenzando apenas a superponer los márgenes. Sería posible encontrar ínsulas que poseyeran algunos de los atributos de especies pero que carecieran de otros ("casos límites"). Finalmente, debería haber fragmentos de especies que consten de ínsulas previas que no hayan conseguido adquirir mecanismos de aislamiento plenamente eficaces antes de reunirse con la especie parental, a lo largo de zonas de hibridación se-

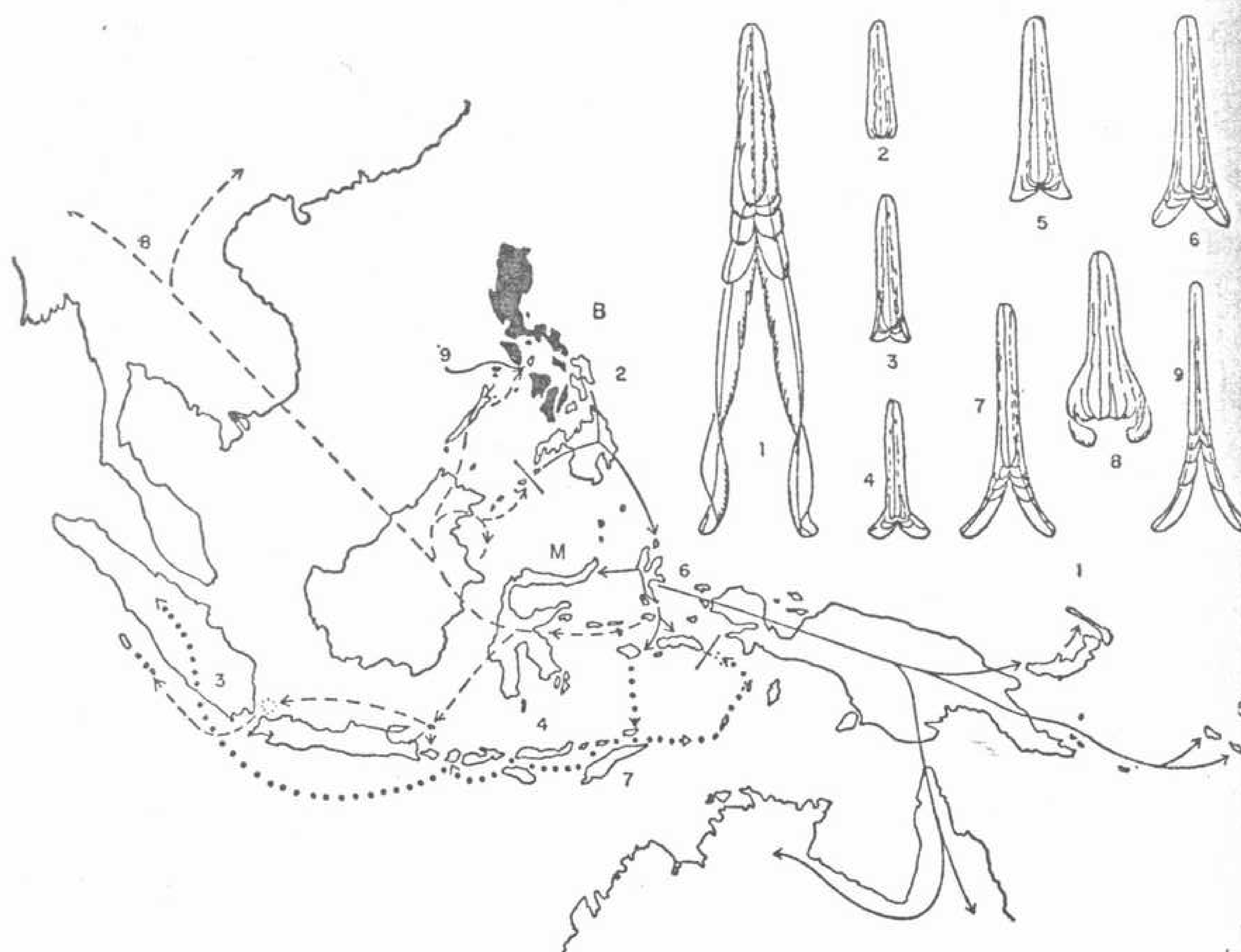


Fig. XVI-2. Ramas de la especie politípica *Dicrurus hottentottus.* Línea densa, grupo más antiguo; línea de puntos, grupo más reciente que el anterior; línea a trazos, grupo más reciente de todos. $B =$ la especie íntimamente emparentada *D. balicassius;* $M = D.$ *montanus,* resultado de una doble invasión de Célebes por *hottentottus.* Las cifras indican los márgenes de las nueve formas, cuyas colas se muestran en la figura. Las colas de 4 y 6 son típicas de la especie; las colas de las formas periféricas 1-3, 5, 7-9 son aberrantes y especializadas en diversas direcciones. (Según Mayr y Vaurie, 1948.)

cundaria. Ejemplos de estas manifestaciones diversas de especiación geográfica se revisarán en la sección siguiente. Para más detalles nos remitimos a la literatura citada. Podemos clasificar los diversos tipos de casos límites en siete categorías.

(1) *Ínsulas periféricas.* Las ínsulas más distintas de una especie están casi siempre situadas a lo largo de la periferia del margen de la especie (Mayr, 1951a). La mayoría de las especies politípicas de los grupos bien analizados de animales poseen tales ínsulas periféricas. Son casi invariablemente una fuente de discordia entre los taxonomistas, algunos de los cuales las consideran "todavía" subespecies y otros ya "casi" especies. Una decisión inequívoca sólo resulta posible mediante un análisis experimental de aislamiento sexual, de fecundidad de los híbridos y de compatibilidad de desarrollo. En el drongo estrellado *(Dicrurus hottentottus)* hay casi una

docena de subespecies periféricas que se consideran especies plenas por algunos autores (Mayr y Vaurie, 1948; Fig. XVI-2). Una de estas ínsulas (*D. megarhynchus* de Nueva Irlanda) es tan aberrante que hasta recientemente se consideraba un género distinto. En otros lugares hemos revisado

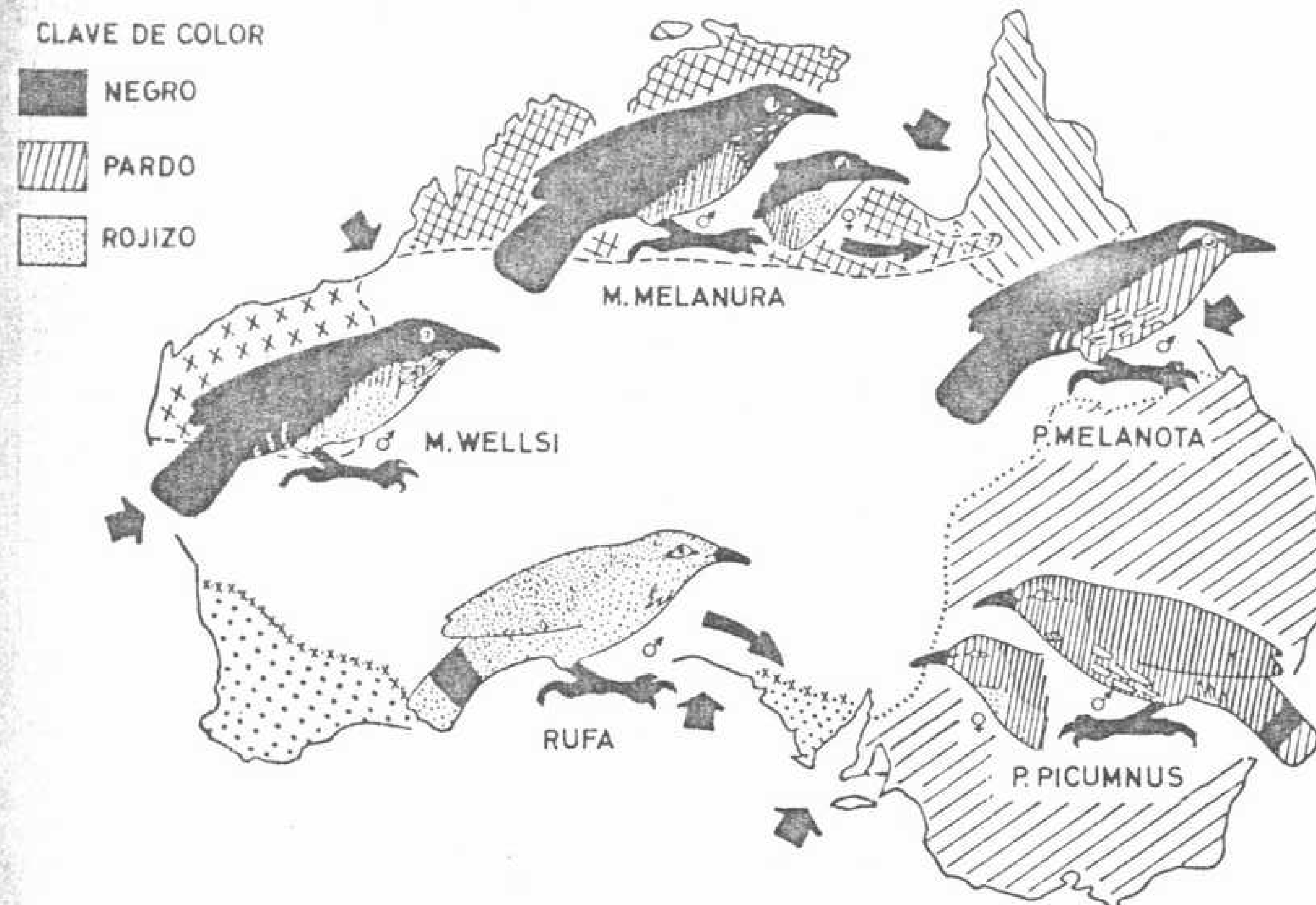


Fig. XVI-3. Aislamiento y especialización para vivir en la sabana de tres trepadores (*Climacteris picumnus*) de Australia. Una forma distintiva está asociada con cada una de las áreas boscosas principales de sabana. La expansión secundaria del margen de *C. melanura* ha dado lugar a una zona común con *C. picumnus* en el norte. Las flechas anchas densas indican las barreras de distribución, cada una de las cuales es un distrito seco que carece del habitat conveniente. Las flechas sobre el continente indican ampliaciones secundarias del margen. (Según Keast, 1961.)

otros géneros aviares *Junco, Ptilinopus, Ducula, Tanysiptera, Dicaeum,* y *Rhipidura* (Mayr, 1942, 1951a). El ratón campestre *Clethrionomys glareolus* ha desarrollado un número de poblaciones aisladas sobre islas del oeste de las Islas Británicas (Skomer, Mull Raasay) y de Francia (Jersey) que se consideran especies genuinas por muchos autores (Steven, 1953; Cook, 1961). Las poblaciones más periféricas del silbador dorado *(Pachycephala pectoralis),* las de Nueva Caledonia, Tonga y Samoa han alcanzado bastante claramente el nivel de especie, en tanto que las de los grupos de islas (como las Molucas, Tenimber, Bismarck, Salomón y Nuevas Hébridas) que están más próximas al centro del margen de la especie suele considerarse que sólo se han diferenciado hasta el nivel de subespecie (Galbraith, 1956).

Podría citarse en esta sección una gran parte de la literatura taxonómica pero sólo mencionaré dos estudios más, el de Klauber (1956) sobre serpiente de cascabel *(Crotalus)* y el de Keast (1961) sobre ínsulas periféricas entre especies australianas de aves (Fig. XVI-3). Cada isla o grupo de islas está situado enfrente de un continente como son Islas Británicas, Ceilán, Formosa, el Ryukyus, Japón y Tasmania y ha dado lugar a ínsulas periféricas. Un análisis experimental del aislamiento en la reproducción demuestra que una forma considerada como especie no ha alcanzado todavía este nivel (por ejemplo, véase Kawamura y Sawada, 1959 para *Triturus ensigaster*), o, por el contrario, que formas consideradas subespecies ya se han aislado en la reproducción. Así se mostró, por ejemplo, por Clarke y Sheppard (1955) en las formas americanas del grupo *Papilio machaon* y por Moore (1954) en las poblaciones del oeste australiano en algunos géneros de ranas.

La mayoría de las ínsulas son casos "límites", es decir, poseen algunos pero no todos los atributos de nueva especie, con mecanismos de aislamiento más o menos desarrollados. Existen muchos más casos de lo que cabría sospechar de un estudio de la literatura sistemática. La rigidez de la nomenclatura zoológica obliga al taxonomista a registrar las formas límites como subespecies o como especies. Desde fuera nunca se podría sospechar el gran número de casos interesantes de intermedios evolutivos enmascarados por el carácter al parecer decisivo de las designaciones de especie y subespecie.

2) *Superespecies.* Las poblaciones alopátridas son a veces tan distintas que no cabe dudar de que han alcanzado el nivel de especie. Rensch (1929) propuso para tales grupos de especies alopátridas el término alemán de *Artenkreis*, que encuentra en el término superespecie (Mayr, 1931) un equivalente internacional apropiado.

Una superespecie consta de un grupo monofilético de especies total o esencialmente alopátridas que morfológicamente difieren demasiado para ser incluidas en una sola especie. El principal carácter de la superespecie es que geográficamente presenta en lo esencial el cuadro de una especie politípica, pero las poblaciones alopátridas son tan distintas, morfológicamente o de otro modo, que se ha supuesto que están aisladas en la reproducción. En algunos casos, se ha confirmado ulteriormente por experimentos de reproducción o de selección de la pareja (por ejemplo, Blair y Littlejohn, 1960).

Las superespecies son muy frecuentes entre aves y Mayr (1940, 1942) ha dado muchos ejemplos. Las aves del paraíso de los géneros *Astrapia* (Figura XVI-4) y *Parotia*, por ejemplo, son superespecies. Diez de las 19 especies de drongos pertenecen a dos grandes superespecies que constan de 4 y 6 especies alopátridas (Mayr y Vaurie, 1948).

Las superespecies no son excepcionales. Suponen un porcentaje regular y a veces bastante elevado de cada fauna. Existen 17 superespecies (13,6 por ciento) en las 135 especies de aves de las islas Salomón. Casi la tercera parte de las especies de las aves australianas pertenecen a superespecies (Keast, 1961). Rensch (1933, 1934) ha tabulado su existencia en varios grupos animales y ha registrado sus porcentajes en varias faunas. Por ejemplo, entre las Clausiliidae (caracoles) europeos hay no menos de 10 superespecies, además de 16 especies politípicas. Las superespecies son también frecuentes en los ratones del género *Peromyscus* (Blair, 1950). La pauta de distribución de muchos grupos de especies de insectos de la región insular indoaustraliana es también la propia de las superespecies.

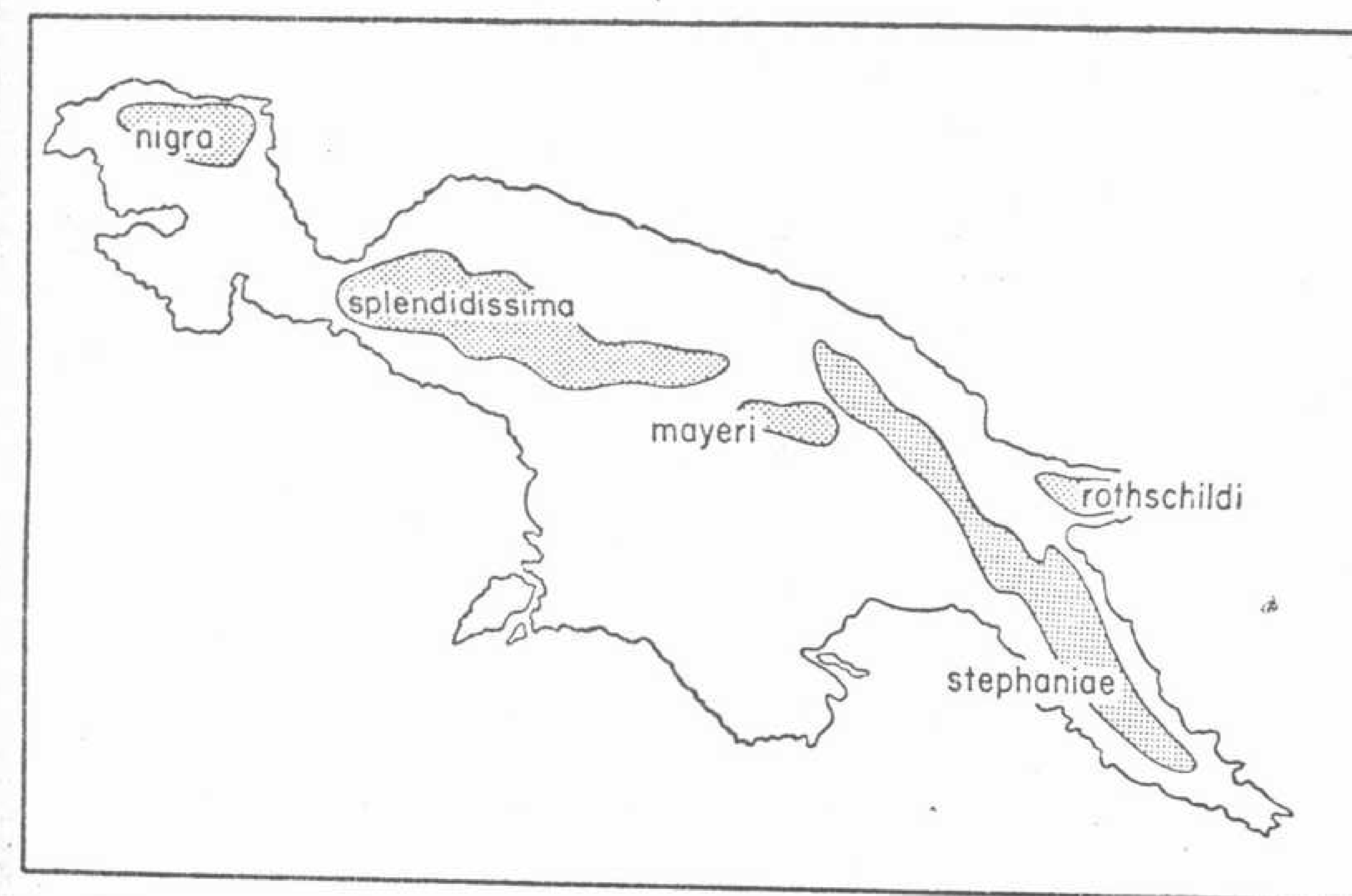


FIG. XVI-4. Una superespecie de urracas del paraíso (*Astrapia*) en las montañas de Nueva Guinea. Cada una de las especies componentes se ha descrito como un género distinto. Se ha registrado hibridación en la zona de contacto entre *A. mayeri* y *A. stephaniae*.

Las superespecies parecen ser hasta más frecuentes que en las aves en grupos de animales con menos facilidad de dispersión. Hubbs y Miller describen muchos grupos de especies alopátridas en peces de agua dulce, en particular en las regiones desérticas del oeste de EE. UU. Por ejemplo se encuentran 3 superespecies en los peces ciprinodontos de la región de Death Valley *(Cyprinodon, Empetrichthys, Crenichthys)* (Miller, 1948, 1961). Considerable número de factores de esterilidad se han acumulado ya entre especies sólo separadas desde el último Pluvial. Algunos cruzamientos, como *Cyprinodum salinus* ♂ × *C. macularius* ♀ (Colorado inferior) fallan completamente. Las superespecies son frecuentes en los anima-

les marinos. Por ejemplo, entre los erizos de mar tropicales casi todos los géneros contienen una superespecie (Mayr, 1954b).

Uno de los casos mejor analizados de superespecie es el del complejo de especies de turbelarios *Dugesia gonocephala*. El aislamiento en la reproducción de las especies alopátridas se ha confirmado experimentalmente (Benazzi, 1949, 1950). En tanto que *D. gonocephala* tiene un margen amplio y esencialmente continuo al norte de Europa y de Asia, la mayoría de las poblaciones mediterráneas están aisladas. Aunque se mantengan semejantes entre sí en su aspecto general, difieren en la morfología del aparato copulador y son estériles cuando se cruzan. Entre los miembros de esta superespecie cuenta *D. etrusca* (Toscana), *D. ilvana* (Elba), *D. sicula* (Sicilia), *D. benazzii* (Cerdeña). Las superespecies son particularmente frecuentes en especies con pautas de distribución insular, como se dan en las islas oceánicas, en las regiones montañosas y en cavernas. El problema de la especiación en cavernas recibe creciente atención. Para el *Asellus* cavernícola, véase Bresson (1955); para las pautas de distribución de los escarabajos en las cavernas, véase Krekeler (1958) y Barr y colaboradores (1960). Las cinco especies de escarabajos coprófagos que no vuelan del género *Mycotrupes*, en el sudeste de Estados Unidos forman una superespecie bien analizada (Olson, Hubbell, y Howden, 1954). Viven en "islas" de llanuras o colinas arenosas separadas por pantanos u otros habitats no arenosos.

La frecuencia de superespecies en un grupo de organismos es, en gran parte, función de los caracteres fisiográficos del área en que se producen. El archipiélago indoaustraliano ofrece una situación ideal para el aislamiento y se ha traducido en la producción de superespecies en casi todos los tipos de organismo que allí se encuentran (véase, por ejemplo Toxopeus, 1930; van der Vecht, 1959). Los organismos bentónicos de mares profundos están restringidos a simas hondas más o menos aisladas, y estas separaciones dan lugar a grupos de especies alopátridas, y lo mismo sucede con los animales cavernícolas. Entre los animales terrestres continentales las superespecies son más frecuentes en grupos en los que el habitat sumamente específico o las exigencias edáficas favorezcan el fraccionamiento del área de distribución.

Las especies de una superespecie forman una unidad taxonómica o filogenética como descendientes de una sola población ancestral. Comentarios para el modo de tratar taxonómicamente a la superespecie pueden leerse en Mayr, Linsley y Usinger (1953). Es aconsejable definir ampliamente el término "superespecie" y aplicarlo también a casos de ligera superposición de los márgenes de las especies componentes. Siempre que exista una superposición de márgenes en gran escala es mejor hablar de "grupos de especies". La superespecie es una fase interesante de la evolución y un

ejemplo particularmente convincente de la naturaleza geográfica de la especiación.

3) *Semiespecies*. He designado a las especies alopátridas de que está compuesta una superespecie con el término de *semiespecies* (Mayr, 1940). Lorkovic (1953, 1958) ha sugerido con razón que sería más conveniente ampliar el término para que designara poblaciones que han recorrido en parte el proceso de la especiación. El intercambio de genes sigue siendo posible entre las semiespecies. Pero no tan libremente como entre poblaciones coespecíficas. Estoy de acuerdo con esta enmienda constructiva. En las mariposas del grupo *Erebia tyndarus*, Lorkovic ha encontrado varias poblaciones, como *calcarius* de los Alpes Julianos, que están parcialmente aislados en la reproducción de las emparentadas más inmediatas. Los taxonomistas conocen moscas como *Musca domestica cuthbertsoni* y *M. d. curviforceps* que están parcialmente aisladas en la reproducción, entre sí y de *M. d. domestica* (Saccà, 1957; Saccà y Rivosecchi, 1958). Existe un completo aislamiento sexual entre *cuthbertsoni* ♂ y *curviforceps* ♀, en tanto que el aislamiento resulta despreciable en el cruzamiento recíproco. También se han registrado bajo este epígrafe algunos casos de aislamiento parcial en la reproducción entre razas de *Drosophila*.

4) *Zonas de contacto secundario y especiación incompleta*. Cuando una ínsula geográfica restablece contacto con la especie parental (por ruptura de la barrera de aislamiento) antes de que se hayan perfeccionado los mecanismos de aislamiento, se desarrollará una zona híbrida en la zona de contacto (Capítulo XIII). La hibridación puede ser fortuita o muy restringida, como en el caso de *Sphyrapicus* descrito por Howell (1952). La adquisición de diferentes preferencias de habitat puede reducir la anchura del cinturón híbrido o impedir totalmente la hibridación (Capítulo VI). Aunque la especiación geográfica no haya avanzado en estos casos hasta completarse, tales casos de intergradación secundaria son ejemplos de la naturaleza geográfica de la especiación incompleta.

5) *Superposición parcial*. La invasión del margen geográfico de una especie parental o hermana por una especie recientemente formada, es una prueba concluyente de especiación completa. La pauta de distribución general de los descendientes reunidos de la especie parental es, con frecuencia, en gran parte todavía alopátrida, excepto en zonas menores o mayores de superposición marginal. Un número casi infinito de tales casos se registra en la literatura taxonómica. Por ejemplo, Mertens (1943) da pruebas de que los cocodrilos del grupo *Crocodilus niloticus-palustris*, una vez formó una sola superespecie en el Viejo Continente. Sin embargo, *Crocodilus porosus*, probablemente en tiempos limitado a Sumatra y península Malaya, ha dilatado su margen y ahora se superpone ampliamente con *mindorensis* y *novae-guineae*. Análogamente, en el Nuevo Continente la especie *Crocodilus acutus* superpone hoy ampliamente su margen con los de

rhombifer y *moreletii*, que probablemente antes eran alopátridas. Cei (1944) sugiere una historia semejante para las especies europeas del género *Rana*. Las especies estrechamente emparentadas y que, evidentemente, antes eran alopátridas, *arvalis, agilis* y *temporaria*, ahora se superponen. Otros casos recientemente analizados se producen en el género de peces *Menidia* (Gosline, 1948), en los "flowerpecker" del género *Dicaeun* (Mayr y Amadon, 1947) y en los martines pescadores del género *Tanysiptera* (Fig. XVI-5). Durante la época Pleistocena la especie *T. hydrocharis* estaba aislada en una isla que iba desde las islas Aru hasta la desembocadura del río Fly y estaba separada de la forma continental *galatea* por un estrecho. Cuando este

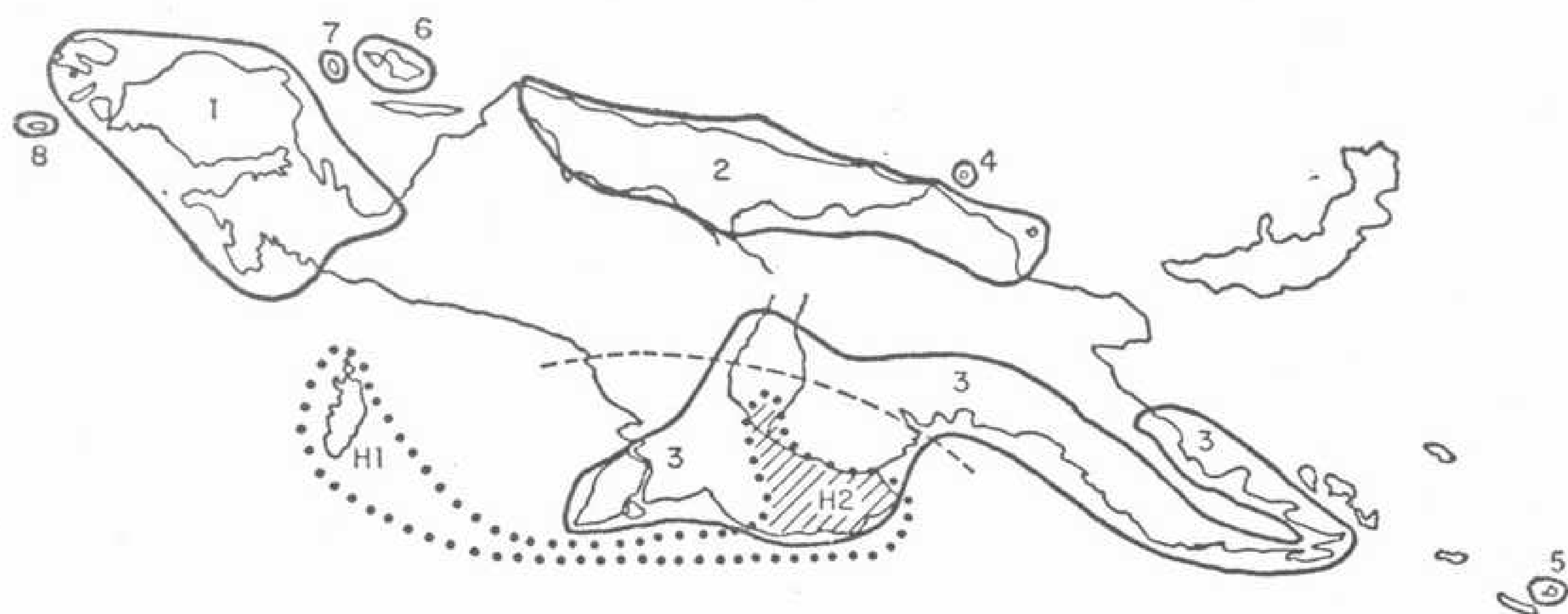


FIG. XVI-5. Distribución de los martines pescadores del grupo *Tanysiptera hidrocharis-galatea* en la región de Nueva Guinea. Las tres formas continentales (1, 2, 3) apenas se distinguen. Las poblaciones insulares (4-8) son notoriamente diferentes y la mayoría de ellas se consideraron inicialmente como especies distintas. Las islas Aru (H_1) y el sur de Nueva Guinea originalmente formaron una isla, en la que se diferenció la forma *hydrocharis* (*H*). Cuando el sur de Nueva Guinea se unió a la isla principal (a lo largo de la línea de trazos), las subespecies del sur de Nueva Guinea (3) invadieron el área, y el hecho de que no se cruzara con *hydrocharis* (*H*) demuestra que la última había llegado a constituirse en especie durante el aislamiento. (Según Mayr, 1954a).

estrecho se llenó por arrastres aluviales de las montañas de Nueva Guinea, tierra firme unió la isla con el continente de Nueva Guinea, y *galatea* pudo invadir el margen de *hydrocharis*, donde las dos especies viven ahora una junto a otra sin cruzarse y sin concurrencia ecológica apreciable. En los lagos y océanos, análogamente, la fusión de mares y bahías previamente aislados ha permitido superponer especies recién surgidas, como ha mostrado Svärdson (1961) para el período Pleistoceno europeo.

La lavandera blanca de Europa y Asia, *Motacilla alba*, ha desarrollado dos especies esencialmente alopátridas en la periferia de su margen. Sin embargo la india *M. maderaspatensis* ha invadido el margen de *M. alba* en Cachemira y *M. alba* ha invadido el margen de la japonesa, *M. grandis*, en Hokkaido y norte de Honshu. No hay cruzamiento en estas zonas

de superposición. Serventy (1953) y Keast (1961) han recogido varios casos en Australia como los de *Myzantha flavigula* y *melanotis*, y de *Petroica multicolor* y *goodenovii*. Toxopeus (1930) ha realizado un estudio particularmente detenido de grupos de especies entre las mariposas de la familia Lycaenidae. En el grupo *Acytolepis puspa*, en el grupo *Surendra virarna* y en el grupo *Horsfieldia narada* existen numerosas superposiciones marginales. Varias especies recientemente surgidas de *Triturus* en Europa muestran superposición en su zona de contacto (Spurway, 1953), por ejemplo *marmoratus* ibérica y *cristatus* centroeuropea en Francia, *helveticus* ibérica y *vulgaris* en Francia, *boscai* ibérica y *alpestris* (en España) y posiblemente *c. cristatus* y *c. carnifex* en la parte más alta de Austria. Las moscas tsetsé (*Glossina*) presentan varias de estas superposiciones que indican una especiación recientemente terminada (por ejemplo, Machado, 1959:67).

Hemos dado unos pocos ejemplos seleccionados de una vasta literatura. Las superposiciones marginales en estos grupos, por lo demás alopátridas, de especies son muy frecuentes en los organismos marinos. No se pretende que cada una de estas superposiciones demuestre una especiación recién cumplida; sin embargo, es seguro en la mayoría de los casos recogidos. Las superposiciones marginales con frecuencia indican la ruta de la especiación geográfica.

6) *Invasiones múltiples*. Las áreas bien aisladas como islas, cimas montañosas, o cavernas están a veces habitadas por dos o más especies de un grupo de especies extendido que en las restantes partes está representado por una sola especie. Tales situaciones con frecuencia se consideraban antes como resultado de una especiación simpátrida. Ahora resulta evidente que la interpretación correcta es la otra: la existencia de dos o más especies en un habitat aislado es el resultado de invasiones múltiples. Esta interpretación fue expuesta ya en 1872 por Weismann, para explicar la coexistencia de dos especies similares de *Papilio* (*machaon* y *hospiton*) en Córcega y Cerdeña. Posteriormente fue sobre todo Stresemann (1927-1934) quien destacó la importancia de las invasiones dobles. Mayr (1942, 1951a) ha dado largas listas, y han recogido más casos Lack (1947a) en las islas Galápagos y Ripley (1949) en la India y Ceilán. No hay apenas isla bien aislada en la que no se haya registrado algún caso de doble invasión. Con respecto a las aves conocemos casos en las islas Canarias, Samoa, Australia, Tasmania, Kauai, Ceilán, Andamans, Luzón, Célebes, Flores, Kulambangra, Comoros, Tristán da Cunha, Juan Fernández, Norfolk, Antipodes, y en muchos otros lugares. Sin embargo no existe ningún caso en las islas continentales recientes tan fácilmente accesibles como la Gran Bretaña.

Invasiones dobles se conocen no sólo en las aves sino en los lagartos, caracoles, mariposas, coleópteros, *Drosophila* y otros insectos. Zimmerman

(1948) muestra que gran parte de la especiación en las islas Hawai se debe a este factor. Montañas aisladas como el pico de Bonthain (sur de las Célebes), el monte Kinabalu (Borneo) y las colinas Nilgiri (sur de la India) también manifiestan este fenómeno. El intercambio de fauna entre el sud-



Fig. XVI-6. Fases sucesivas (1-6) en la especiación de los "mallee thickheads" australianos (*Pachycephala*). La distribución actual se muestra en el mapa 6, con *P. rufogularis* señalado por el área negra y las áreas oriental y occidental de *P. inornata* por las zonas de puntos. Las expansiones y contracciones del margen están correlacionadas con cambios de vegetación causadas por desplazamientos de cinturones de lluvia. (Según Keast, 1961, donde pueden verse más detalles.)

este y sudoeste húmedos de Australia a través de un pasillo árido se ha traducido en numerosas invasiones múltiples (Fig. XVI-6; Keast, 1961; Littlejohn, 1961). Hasta ahora no se han estudiado a fondo invasiones múltiples en cavernas o en lagos de agua dulce aislados, pero su frecuencia es evidente. La existencia circunstancial en un solo océano de dos especies simpátridas pertenecientes a un género que, por lo demás, sólo contiene especies alopátridas sugiere que las dobles invasiones no son raras entre los animales marinos (Mayr, 1954b). Tampoco aquí disponemos de investigaciones sistemáticas.

La interpretación es la misma en todos estos casos. La localidad aislada se colonizó primeramente por un grupo de inmigrantes procedente de la población parental del continente o de una isla inmediata, pero esta población aislada divergió genéticamente de la población parental hasta

un grado tal que adquirió mecanismos de aislamiento, así como compatibilidad ecológica cuando la segunda ola de colonizadores alcanzó la isla. En casos excepcionales puede haber una tercera colonización como con los "white-eyed" de la isla Norfolk (*Zosterops albogularis, Z. tenuirostris, Z. lateralis norfolkiensis*).

La interpretación por invasiones repetidas y no por especiación simpátrida no ha sido aceptada sin discusión. Es evidente que se trata de una interpretación que sólo puede inferirse, no "demostrarse". Entre los numerosos tipos de pruebas en favor de dicha interpretación sólo pueden citarse las siguientes: 1) la segunda ola de colonizadores es con frecuencia todavía tan semejante (si no idéntica) a la población original del continente principal que no puede dudarse de la procedencia; 2) las colonizaciones dobles no se producen en islas tan cercanas al continente inmediato que resulte posible el intercambio libre de genes, aunque las condiciones ecológicas en tales islas resulten tan favorables para la especiación simpátrida como las islas remotas; 3) el número de invasiones múltiples está íntimamente correlacionado con la oportunidad (compárense los archipiélagos con las islas aisladas), correlación que no concuerda con la hipótesis de la especiación simpátrida. Los pinzones de Darwin (Geospizidae), por ejemplo, diversificados en especies libremente sobre las islas Galápagos por invasiones múltiples, no pudieron hacerlo en la isla Cocos aislada donde el único inmigrante (*Pinaroloxias inornata*) pudo evolucionar pero no hasta especie.

Especiación de archipiélago. Hay sólo un pequeño paso de las dobles invasiones a la especiación espectacular que se ha verificado en archipiélagos como las islas Galápagos (Lack, 1947a) o las islas Hawai (Zimmerman, 1948; Amadon, 1950). En estas islas una sola pareja o una sola bandada ancestral ha dado lugar muchas veces a una vigorosa línea filética nueva. Colonizando una isla tras otra y, después de haber alcanzado el nivel de especie, recolonizando las islas de que procedían, la fauna de tal archipiélago puede haberse enriquecido progresivamente. Poca duda cabe de que los pinzones de Darwin poseen tal origen monofilético (Stresemann, 1936; Lack, 1947a); y, análogamente, toda la familia sumamente diversificada de los pipis (Drepanididae), con 22 especies y 45 subespecies, proceden de no más de 1 ó 2 especies de inmigrantes ancestrales. Los vangashrikes (Vangidae) de la región de Madagascar brindan otro ejemplo (Dorst, 1960). Todavía más sorprendente es una especiación de archipiélago similar en ciertos grupos de insectos descrita por Zimmerman. Las 3 722 especies conocidas de insectos de Hawai descienden de entre 233 y 254 colonizaciones originales. El número de especies derivadas es máximo entre los coleópteros donde cada inmigrante asentado ha dado lugar a unas 32 especies descendientes.

Casos menos extremos se encuentran en archipiélagos que sólo constan

de dos o tres islas, como el de Juan Fernández, al oeste de Chile, el de Tristán da Cunha en el sur de Atlántico o el de las islas del golfo de Guinea (Amadon, 1953a). La especiación en el género *Tristanodes* se recoge en la Tabla XVI-1.

Una especiación equivalente a la de archipiélago a veces se encuentra en regiones montañosas, por ejemplo en las mariposas del género *Calisto* en las montañas de La Española (Munroe, 1950) o del género de aves

TABLA XVI-1. *Especiación geográfica en el género de coleópteros* Tristanodes *en las islas Tristan da Cunha*
(según Brinck, 1948)

Grupo de especies	Especies	Isla		
		Tristan	*Inaccesible*	*Nightingale*
integer	*integer*		+	
	sivertseni			+
attai	*attai*	+		
	medius		+	
	minor			+
craterophilus	*craterophilus*	+		
	echinatus		+	
	insolidus			+
reppetonis	*scirpophilus*	+		
	reppetonis		+	
	conicus		+	

Psittirostra en las islas de Hawai (Baldwin, 1953). La especiación de habitantes de lagos de agua dulce a veces corresponde a la especiación de archipiélago y explica algunos de los enjambres de especies que se encuentra en lagos antiguos (Brooks, 1950).

Sería instructivo conocer con cuánta rapidez pueden desarrollarse tales enjambres de especies. Desgraciadamente es imposible determinarlo porque las islas se caracterizan por faunas de edad muy desigual y porque la especiación en islas se sospecha que se verifica mucho más rápidamente que la especiación en los continentes (Mayr, 1954a).

7) *Superposiciones circulares.* La demostración perfecta del curso de una especiación es la presentada por la situación en que una cadena de subespecies intergraduales forma un rizo o círculo con superposición, cuyos eslabones terminales se han hecho simpátridas sin cruzamiento, aunque están unidos por una cadena completa de poblaciones intergraduales que se cruzan entre sí. Estos casos, digamos de pasada, son también una demostración perfecta de "especiación a distancia". El desarrollo de los mecanismos de aislamiento resulta posible, en estos casos, por un retardo del flujo de genes a través de una cadena muy larga de poblaciones. Aunque no sea sino una entre numerosas pruebas de la especiación geográfica, la superposición circular siempre se ha considerado como particularmente convincente.

Las superposiciones circulares evidentemente sólo pueden desarrollarse bajo una serie muy excepcional de factores geográficos. Por ello resulta bastante sorprendente lo relativamente comunes que son. Mayr (1942) ha descrito nueve casos: *Larus argentatus, Halcyon chloris, Parus major, Lalage nigra, Pernis ptilorhynchus, Phylloscopus trochiloides, Ph. collybita, Junonia lavinia,* y *Peromyscus maniculatus.*

Se ha recogido más información de varios de estos casos. En *Halcyon cinnamomina* (Mayr, 1942, Fig. 20) ha sido posible mostrar que *H. chloris matthiae* (archipiélago de Bismarck) tiene todos los requisitos para ser la población ancestral (Mayr, 1950c). Dice (1949) y Blair (1950) dan más detalles de superposiciones circulares en *Peromyscus.* En el caso de casi todas las superposiciones circuladas ya descritas los nuevos datos tienden a mostrar que no se producen de modo tan esquemático como se creía en un principio. Así sucede, por ejemplo, con el caso clásico de superposición circular en el que dos especies simpátridas de gaviotas europeas, *Larus argentatus* y *L. fuscus,* se consideraban los eslabones terminales de una cadena de subespecies que rodea en círculo la región templada septentrional (Fig. XVI-7). Stresemann y Timoféeff (1947) han mostrado que no hay una continuidad completa de poblaciones. Las soluciones de continuidad en la serie de poblaciones entre Europa occidental y Asia oriental son frecuentes y algunas lo suficientemente acusadas para inducir a estos autores a sugerir la ruptura del complejo de *Larus argentatus* en tres especies. Labor posterior de Voipio (1954), Kist (1961), Goethe (1960), Macpherson (1961) y otros autores han aclarado más la situación. Parece que el margen de *argentatus* se desdobló durante parte de la época Pleistocena en una serie de refugios. El grupo de patas amarillas *cachinnans* evolucionó en la región aralo-caspiana y después dio lugar al grupo *fuscus* del Atlántico. Un grupo de patas rosadas (*vegae* y análogas) evolucionó en la costa del Pacífico de Asia y dio lugar a la forma típica estrechamente emparentada *argentatus* de Norteamérica. La invasión transatlántica de *argentatus* en Europa es un acontecimiento relativamente reciente como lo confirman las investigaciones morfológicas de Voous (1959). Donde *vegae* y *cachinnans* se encuentran *(mongolicus)* intercambian genes, y, análogamente, donde se encuentran *cachinnans* y *argentatus* en el norte del Báltico *(omissus).* Sin embargo, donde se encuentran *argentatus* y *fuscus,* a lo largo de las costas de Europa, viven juntas sin mezclarse y rara vez se producen híbridos. Las diferencias de conducta ecológica, que permiten que las dos formas coexistan como especies verdaderas, han sido descritas por Paludan (1951) y

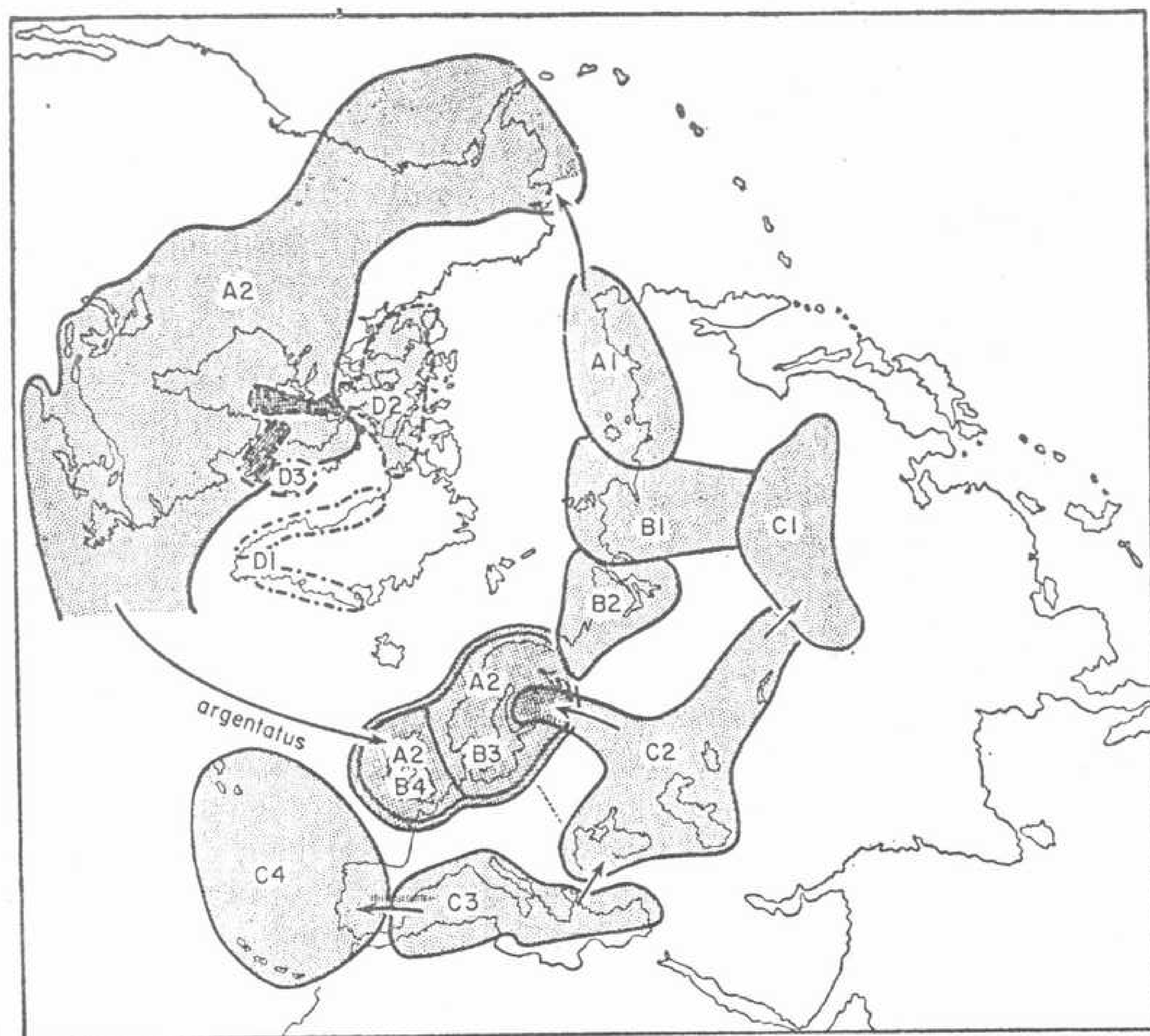


Fig. XVI-7. Superposición circular de gaviotas del grupo *Larus argentatus*. Las subespecies de *A*, *B*, *C* evolucionaron en refugios de la época Pleistocena; *D* surgió en Norteamérica, formando una especie separada (*L. glaucoides*). Cuando *A* se difundió, en el post-Pleistoceno, probablemente desde un refugio septentrional del Pacífico (¿Yukón, Alaska, Kamtchatka?), se propagó por toda Norteamérica y hacia Europa occidental (*argentatus*). Aquí se hizo simpátrida con *fuscus* (*B3*, *B4*), la población más occidental de una cadena de poblaciones eurásicas.

Goethe (1955). El grupo *Larus argentatus* se fragmentó durante la época Pleistocena en varios refugios no solamente en Europa y Asia sino también en Norteamérica. La ínsula americana dio origen a la especie *L. glaucoides* que se caracteriza por el color rojo purpúreo de los anillos orbitales (no amarillo, como en la *argentatus* simpátrida). Esta especie tiene tres razas *glaucoides* (Groenlandia), *kumlieni* (sur de Baffinlandia) y *thayeri* (archipiélago Ártico) (Salomonsen, 1950, 1951; Macpherson, 1961). Cuando su margen se invadió por *L. argentatus* durante el retroceso del hielo no se produjo hibridación, sino más bien exclusión de habitat. *L. glaucoides* es, en lo esencial, un ave que anida en escolleras a lo largo de la costa del mar en tanto que *L. argentatus* con más frecuencia anida en el interior y en lugares menos escarpados. Donde, a pesar de ello, las especies coexisten

en las mismas colonias, no se cruzan debido a mecanismos etológicos de aislamiento (N. Smith, manuscrito).

Esta nueva interpretación de la especiación en el complejo de *Larus argentatus* confirma el origen geográfico de las diversas poblaciones, aunque se observa que la historia es algo más complicada que lo que se creyó en un principio. Lo mismo puede decirse de la superposición circular citada con frecuencia del carbonero común *(Parus major)* del Antiguo Continente. Se ha observado que un anillo de poblaciones rodea la meseta central de Asia (no ocupada por la especie) cuyos anillos terminales se superponen en la cuenca del río Amur del Extremo Oriente (Fig. XVI-8). Las investigaciones más recientes (Vaurie, 1959) muestran que se implican tres grupos de poblaciones y que las tres se cruzan en sus zonas de contacto secundario. La subespecie del grupo *major* (dorso verde, abdomen amarillo) se cruza en Persia (y gradualmente pasa de una a la otra) con el grupo *cinereus* del sur de Asia (dorso gris y abdomen blanco). Este grupo se cruza y se confunde gradualmente en Fukien con el grupo *minor* del este de Asia (dorso gris y abdomen blanco), que a su vez forma híbridos con *major* en la cuenca del Amur.

Carece de importancia que estos casos de superposición circular se produzcan del modo más simple y esquemático o que sean algo más complicados como parece indicarlo la investigación más reciente de *Larus argentatus*. En cualquier caso el proceso de la especiación geográfica puede seguirse paso a paso. No puede concebirse una demostración más espectacular de la especiación geográfica que los casos de superposición circular.

Desde 1942 una exploración al azar de la literatura ha revelado algunos casos más. Lack (1947a) mostró cómo el pinzón de las Galápagos, *Camarhynchus psittacula* colonizó la isla de Charles dos veces, y las poblaciones colonizadoras descienden de los dos extremos de una cadena de subespecies y ahora viven en la isla de Charles como especies verdaderas. En la abeja solitaria *Hoplitis producta* la subespecie californiana *gracilis* está conectada, a través de las subespecies *subgracilis* (Washington y otros lugares) con *interior* (Montana, Utah y otros lugares) que vive alrededor de la Gran Cuenca (Michener, 1947a; Fig. XVI-9). Cruzando la Gran Cuenca dos poblaciones de *interior* han vuelto a invadir las montañas del sur de California donde forman las subespecies *panamintana* y *bernardina* que viven en contacto directo con *gracilis*. De hecho, en las montañas de San Bernardino, *gracilis* y *bernardina* se han cogido sobre las mismas flores sin signos de intergradación. Un caso similar ha descrito R. Stebbins (1949, 1957) en la salamandra *Ensatina*. Una cadena de poblaciones penetró en el sur de California por los márgenes costeros y otra por la Sierra. Las dos corrientes de poblaciones, que forman intergradaciones al norte del valle de San Joaquín, se encuentran al sur de él en las montañas de San Bernardino sin ningún signo de cruzamiento. Otro caso es la

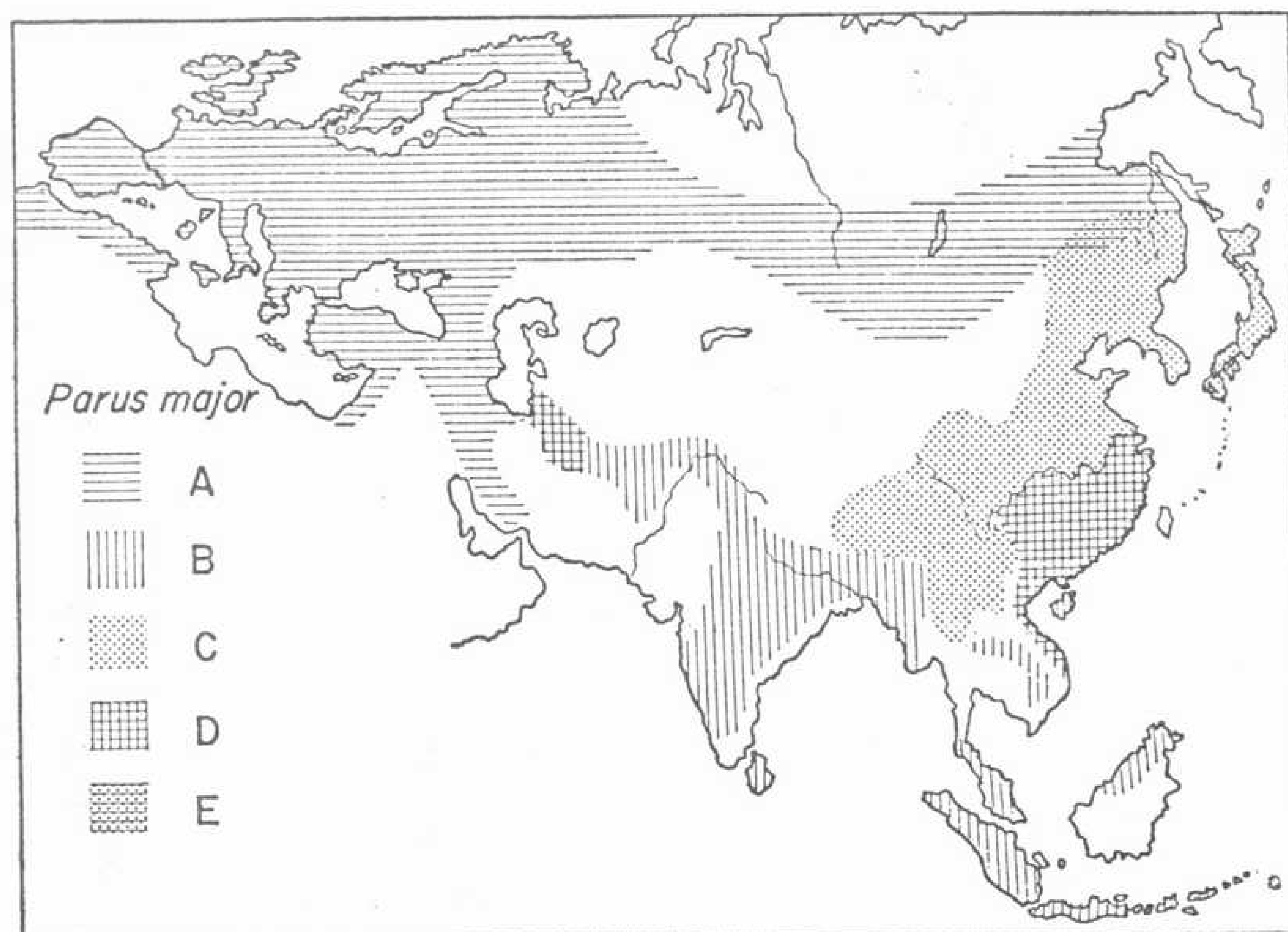


FIG. XVI-8. Especiación incompleta en *Parus major*. El grupo *major* de dorso verde (*A*) del oeste de Eurasia, el grupo *cinereus* de dorso gris (*B*) del sur de Asia y el grupo *minor* de dorso verde (*C*) del este de Asia son todavía totalmente alopátridas. Forman poblaciones híbridas (*D*) donde se encuentran: Irán y sur de China. En la región del Amur (*E*), donde en tiempos se dijo que mostraban superposición circular, forman de hecho una población híbrida (como en *D*), según investigaciones más recientes. (Según Delacour y Vaurie, 1950.)

invasión de la isla de Honshu (Japón) por *Rana nigromaculata* procedente del norte y por *R. (nigromaculata) brevipoda* procedente del sur (Moriya, 1960).

Otros casos de superposición se han descrito en las siguientes especies: *Alauda arvensis* (Vaurie, 1951a), *Glossina morsitans* (Vanderplanck, 1948), *Euploea tulliolus* (Corbet, 1943), *Phylloscopus collybita* (segunda superposición) (Johansen, 1947), *Charadrius hiaticula* (Bock, 1959a), *Drosophila paulistorum* (Dobzhansky y Spassky, 1959), *Platycercus elegans* (Cain, 1955) y se han dado como probables en tres especies de patos y gansos en la región del río Perry del ártico de Norteamérica (Gavin, 1947). La frecuencia al parecer mayor de las superposiciones circulares en las aves (15 de los 22 casos señalados) es una consecuencia artificial de que está mejor estudiada la taxonomía aviar.

Los casos de superposición circular se consideran por los evolucionistas cómo pruebas de "especiación a distancia". Como se ha demostrado por varios autores, particularmente por Wright (1943a), la distancia es un

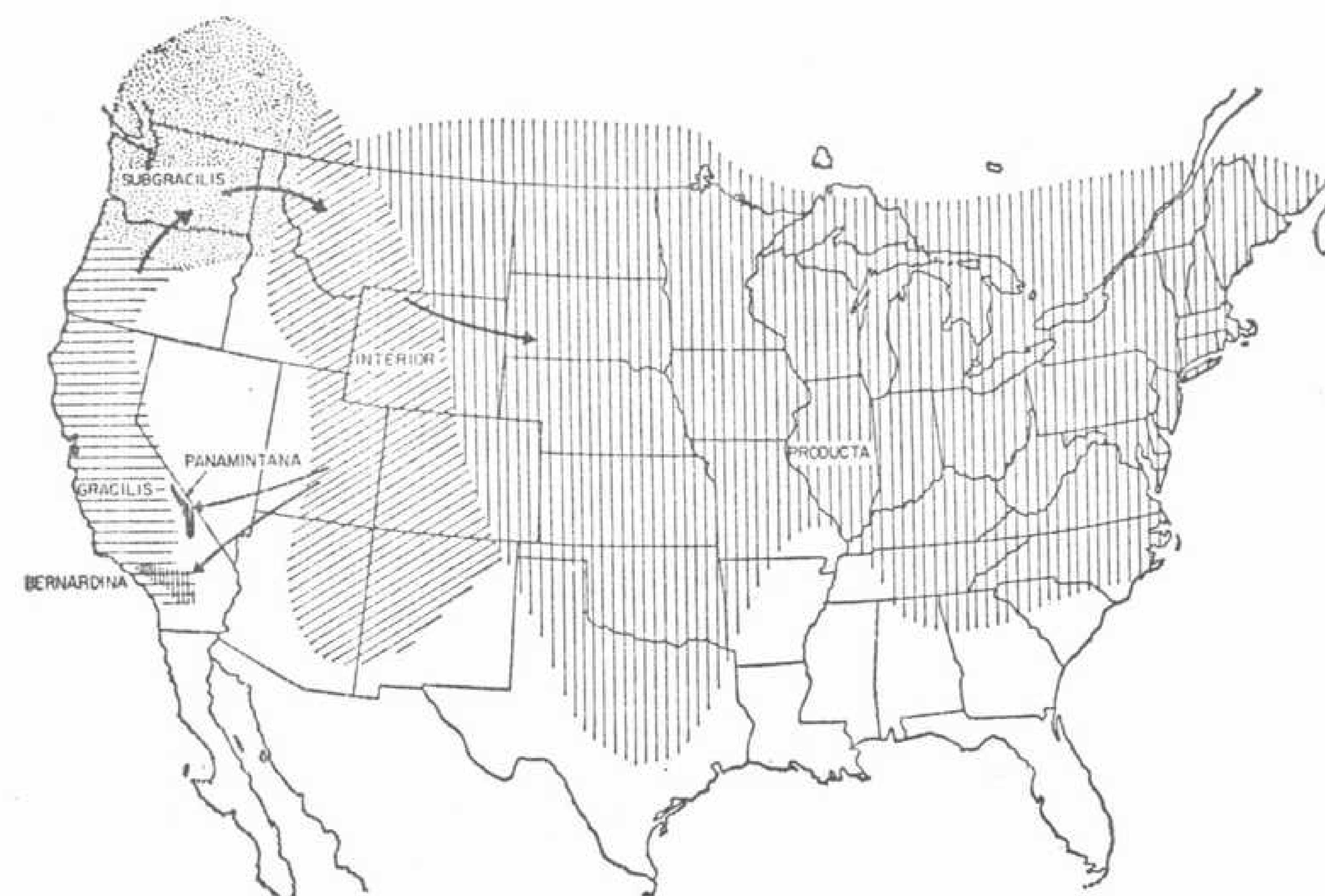


FIG. XVI-9. Superposición circular de la abeja *Hoplitis* (*Alcidamea*) *producta*. La subespecie interior, procedente de *gracilis* a través de *subgracilis*, ha vuelto a invadir dos veces el margen de *gracilis* a través de la barrera del desierto. Las poblaciones derivadas, *panamintana* y *bernardina*, ahora coexisten con *gracilis* sin cruzamiento. (Según Michener, 1947a.)

mecanismo poderoso para conseguir una divergencia genética. Sin embargo, el flujo y la homeostasis genéticos son fuerzas cohesivas de una fuerza análoga (Mayr, 1954a). La uniformidad morfológica suele ser notablemente grande en cadenas continuas de poblaciones naturales que están de vez en cuando interrumpidas por barreras extrínsecas. En casi todos los casos bien analizados de superposición circular, existen soluciones de continuidad principales en la cadena de poblaciones, o al menos hay pruebas de que han existido antes tales soluciones. El estudio de la variación geográfica de factores de esterilidad indica que es factible la especiación a distancia en series continuas de poblaciones, pero no creo que exista un solo caso en que se haya demostrado inequívocamente.

LA UNIVERSALIDAD DE LA ESPECIACION GEOGRÁFICA

Nadie puede poner en duda la frecuencia de la especiación geográfica. El problema se ha desplazado ahora a la cuestión de si existen, además, otros procesos de especiación entre los animales que se reproducen sexualmente. En el Capítulo XV hemos examinado la posibilidad de otros modos

TABLA XVI-2. *Frecuencia de varios componentes de la estructura en especies de cuatro familias de aves*

Familia	*Superespecies*			*Especies*		*Subespecies*		*Aislados*		
	Super-especies	*Ex-super-especies*	*Semi-especies*	*Poli-típicas*	*Mono-típicas*	*Bien de-finidas*	*Clinales*	*Fuertes*	*Subes-pecíficos*	*Débiles*
Dicaeidae	6	6	20	37	18	135	42	11	86	113
Dicruridae	2	—	5	11	8	36	48	10	37	44
Paradisaeidae	6	—	19	27	13	38	57	1	39	78
Ptilinorhynchidae	2	1	2	9	7	16	15	4	8	9

de especiación. Aquí intentaremos abordar el problema de modo más positivo. Si las especies se originan geográficamente, se requerirá un suministro abundante de especies incipientes, porque sólo una fracción de todas las especies incipientes conseguirá elevarse alguna vez al rango de especie genuina. La mayoría de los habitats están saturados de especies en todo momento y sólo existe espacio para el número de especies nuevas necesario para llenar los nichos recién abiertos. La mayoría de las ínsulas son efímeras; se extinguen antes de haber tenido oportunidad de funcionar como especie verdadera. La mayoría de los desplazamientos ecológicos en ínsulas fracasan. Al considerar el papel evolutivo de los ínsulas periféricas tiene una importancia cardinal plantearse las preguntas correctas. Las dos siguientes cuestiones parecen casi idénticas:

1) ¿Las ínsulas periféricas producen con frecuencia (o habitualmente) especies nuevas y novedades evolutivas?

2) ¿Hay nuevas especies y novedades evolutivas producidas habitualmente por ínsulas periféricas?

Sin embargo, yo contestaría a 1) negativamente y a 2) afirmativamente. La razón es que las ínsulas periféricas se producen con una frecuencia 50, 100 ó 500 veces mayor que las especies nuevas. Por consiguiente, la mayoría de las ínsulas periféricas *no* dan origen a nuevas especies, pero *cuando* surge una nueva especie casi invariablemente lo hace a partir de una ínsula periférica.

La cuestión crucial respecto a las ínsulas geográficas, por consiguiente, ha de plantearse de modo algo diferente: "¿Existen bastantes ínsulas geográficas en todas las fases de divergencia para satisfacer la necesidad de nuevas especies?". A esta cuestión se ha contestado afirmativamente en el Capítulo XIII. Lo que ahora necesitamos es un análisis sistemático de numerosas familias en diferentes órdenes y clases de animales, según el modelo de los análisis que he preparado para unas cuantas familias de aves (Tabla XVI-2). En las Dicaeidae, por ejemplo, existen 3,82 ínsulas por especies, lo que excede del de subespecies. Los datos recogidos en esta tabla indican que, de hecho existen más de las ínsulas necesarias para saltar a las lagunas causadas por la extinción de especies anteriores o por la apertura de nuevos nichos. Keast (1961) llega a la misma conclusión en su análisis de las ínsulas del continente australiano. Un estudio del número de ínsulas geográficas de otros tipos de organismos sería muy conveniente.

Podemos resumir los descubrimientos de este capítulo diciendo que innumerables aspectos de la variación geográfica de las especies, de las pautas de distribución, y de la clasificación de categorías taxonómicas inferiores prueban lo extendida que está la especiación geográfica. De hecho, todos los fenómenos conocidos en estos campos concuerdan con la teoría de la especiación geográfica.

Capítulo XVII

LA GENÉTICA DE LA ESPECIACIÓN

Las pruebas presentadas en los dos capítulos anteriores defienden irresistiblemente la conclusión de que la especiación en animales superiores con reproducción sexual no es posible sin aislamiento geográfico. Aunque ha habido naturalistas que han señalado este hecho desde hace casi 100 años, ha sido hasta poco un descubrimiento meramente empírico. Cuando Moritz Wagner proclamó en 1868 que el aislamiento geográfico era un requisito previo necesario para la formación de especies no consiguió aportar ninguna prueba real. Y, lo que fue peor, algunas de sus explicaciones primeras eran tan notoriamente absurdas que perjudicaron su tesis y fueron en parte responsables de la frialdad con que fue recibida. Aunque dio una interpretación mucho más sana de su tesis en una edición revisada de su trabajo (1889) la teoría de la especiación geográfica tardó más de 50 años en conseguir una interpretación genética racional. La creencia en la herencia fusionada de diferencias que variaban continuamente dominaba al comienzo del período postdarwiniano. Quienes aceptaban la necesidad del aislamiento, lo hacían basándose en esta opinión, aunque su razonamiento ("protección de nuevos tipos contra la fusión") no parece tan absurdo hoy, en términos de la genética de los complejos integrados de genes, como en los primeros días del mendelianismo.

En los años 1890 se produjo un cambio brusco en el pensamiento genético. De Vries y Bateson defendieron la variación discontinua contra la variación continua y de este modo, junto con Weismann, prepararon la base para el redescubrimiento de las leyes genéticas de Mendel. El mendelismo, la teoría de la herencia particulada, parece negar la necesidad del aislamiento y sus primeros partidarios supusieron que la teoría de la especiación geográfica había sufrido un golpe fatal. Los primeros mendelianos, y, en particular, De Vries y Bateson, menospreciaban completamente esta teoría. Bateson (1894) estaba convencido de que la variación continua y discontinua "son esencialmente distintas... que son manifestaciones de distintos procesos". Consideraba que especies o incluso géneros

nuevos y categorías superiores pueden surgir como variantes intraespecíficas. Su conclusión principal era *"que la discontinuidad de las especies resulta de la discontinuidad de la variación"* (pág. 568, la cursiva es suya). Este "saltismo" estricto se basa en una interpretación puramente morfológica de la especie. De Vries (1906), análogamente, hace una acusada distinción entre variabilidad ordinaria, sometida a selección natural, y variación mutacional: "según la teoría de la mutación las dos [variabilidad ordinaria y variabilidad mutacional] son completamente independientes. Como espero mostrar, la variabilidad habitual no puede conseguir que se traspasen los límites de las especies incluso con la más intensa selección constante". Por otra parte, cada mutación "separa de modo acusado y completo la nueva forma, como una especie independiente, de la especie de que surgió".

La genética durante los primeros decenios de este siglo fue tipológica, antiambiental y macromutacional. Los primeros mendelianos consideraban la especiación meramente como un problema de individuos, de mutaciones, y de la adquisición de esterilidad. Aún en 1922, en su famoso discurso de Toronto, Bateson dijo, "El tema, particular y esencial, de la teoría de la evolución relativo al origen y naturaleza de las *especies* permanece completamente misterioso... La producción de un híbrido indudablemente estéril a partir de padres completamente fecundos que hayan surgido, bajo observación crítica, de un mismo origen común es el acontecimiento que esperamos". Pasaba totalmente por alto el hecho de que la especiación es el origen de discontinuidad, no entre individuos, sino entre poblaciones. Las afirmaciones de De Vries y de Bateson, de que mutaciones singulares basten para producir nuevas especies y de que la variación ordinaria no tenga nada que ver con la especiación provocaron en los naturalistas réplicas como una de Osborn (1927) citada con frecuencia: "La especiación es un proceso normal y continuo; gobierna la mayor parte del origen de las especies; y al parecer es siempre adaptativo. La mutación es un modo de origen anormal e irregular, que, si bien se da con frecuencia en la naturaleza, no es esencialmente un proceso adaptativo; más bien es un trastorno del curso regular de la especiación". Para una documentación y análisis más detallado de la historia de los conceptos al comienzo del mendelismo véase Mayr (1959b).

Un estudio de las afirmaciones de Fisher (1930), Dobzhansky (1937) y Muller (1940) sobre los aspectos genéticos de la multiplicación de las especies muestra lo recientes que son los progresos en este campo. En la década de 1930 a 1940 estos autores se ocupaban de modo primario de la mutación y selección es decir del cambio evolutivo como tal. Sólo después de haberse resuelto estos problemas los genéticos de población estuvieron preparados para elaborar una teoría genética de la especiación. Sólo

hoy es posible buscar las razones genéticas que imponen aislamiento geográfico durante la especiación.

El problema genético de la especiación

La esencia de la especiación, según sabemos ahora, es la producción de dos complejos de genes bien integrados a partir de un solo complejo parental. Casi todas las tentativas de explicar la genética de la especiación pasan por alto este punto esencial y se ocupan, por entero, del problema del origen de la diferencia. Es muy cierto, sin duda, que las diferencias entre especies se deben a mutación y selección, pero el hecho no explica el desdoblamiento. Gran parte de la selección es estabilizadora y se opone a los efectos de la mutación. Las especies se mantienen intactas por mecanismos de aislamiento que consisten, en gran parte, en diferencias en la conducta y fisiología de la reproducción. Toda mutación que inicie una diferencia incipiente en la conducta reproductora entre individuos de una población constituirá un objetivo, particularmente vulnerable, para la selección normalizadora.

El problema real de la especiación no es cómo producir diferencias sino más bien cómo escapar de la cohesión del complejo de genes. Nadie comprenderá la formidable dimensión de este problema si no entiende el poder de las fuerzas cohesivas a que se debe la armonía coadaptada del acervo de genes. El Capítulo X se propuso sentar este punto.

Resulta hoy evidente que sólo hay una situación en que un acervo de genes puede reconstruirse genéticamente por completo (con referencia a una población parental) y entre tanto, todos sus elementos permanecer bien integrados y coadaptados: el aislamiento espacial. La mayoría de los investigadores de la especiación de los animales a partir de M. Wagner ha comprobado claramente lo indispensable de esta condición, pero basaban su conclusión sólo en descubrimientos empíricos. Esto explica por qué el aislamiento ha seguido siendo un enigma hasta que la genética de los complejos de genes integrados ha reemplazado a la vieja genética de la "vaina de guisante".

Flujo de genes y cohesión genética

¿Hasta qué grado y en qué circunstancias las diferentes poblaciones de una especie se mantendrán reunidas por fuerzas cohesivas? A la inversa, ¿en qué condiciones se romperá esta cohesión? La cuestión más importante de todas las que nos hemos preguntado es cuál sea el papel que desempeña el flujo de genes en el aislamiento de la cohesión genética entre poblaciones. Por último, hay que preguntarse si es aconsejable clasificar las poblaciones de acuerdo con la cantidad del flujo de genes a que están expuestas.

Poblaciones cerradas y abiertas. A pesar de cuanto se ha aprendido durante las últimas décadas sobre la interacción de genes dentro de poblaciones experimentales, persiste todavía una considerable inseguridad respecto a la naturaleza de la interacción genética en poblaciones naturales. Debe recordarse que todos los experimentos de selección, con ratones, con *Drosophila,* o con animales domésticos se han hecho sobre poblaciones cerradas con un ingreso genético despreciable. El tamaño de población en todos estos casos era demasiado pequeño para que la mutación haya desempeñado un papel importante, si no se la inducía artificialmente como en el trabajo de Buzzati-Traverso, de Scossiroli, y de Wallace. La respuesta de los troncos seleccionados, por espectacular que sea, tiene que haberse debido en gran parte a recombinación del complemento inicial de genes. Esta fuente de variación tiene el peligro de que pueda agotarse eventualmente. Las poblaciones naturales (excepto las más rígidamente aisladas), por el contrario, son poblaciones abiertas con un ingreso constante por inmigración de genes. Esta diferencia en el ingreso genético determina una serie de diferencias fundamentales entre poblaciones cerradas y abiertas (Mayr, 1955a, 1959b). La variación genética disponible no sólo es infinitamente mayor en el sistema abierto sino que es de diferente tipo. La influencia grande y continua de genes ajenos en toda población local, así como la diversidad de ambiente en espacio y tiempo, nunca permitirán que el complejo de genes alcance una estabilidad completa. La respuesta a la selección en un sistema abierto será mucho más variable que en un sistema cerrado. Por ello no es admisible aplicar automáticamente los descubrimientos hechos en poblaciones cerradas de laboratorio a poblaciones naturales. Esta noción debe tenerse en cuenta cuando se intente construir modelos de estructuras de especie.

Todavía no es seguro que las únicas alternativas sean "cerrado" y "abierto". Existe también una diferencia principal, con respecto a la estructura genética, entre las poblaciones cerradas pequeñas y grandes. Plantea un problema aún no resuelto el hecho comprobado de que el mismo gene puede tener valores selectivos distintos en una población cerrada pequeña, en una población cerrada grande y en una población abierta. La importancia relativa de las interacciones epistática y alélica difiere en los tres tipos de poblaciones, pero todavía no se sabe bien cómo. El fondo genético total permanece relativamente constante en una población cerrada y el acervo de genes tiene oportunidad de utilizar la variabilidad residual para la selección de un número de combinaciones epistáticas especializadas y supradominantes. La supradominancia para genes u ordenaciones de genes surge en un número de poblaciones experimentales cerradas pequeñas, cuyos fundadores procedan de poblaciones abiertas sin tal supra-

dominancia (por ejemplo, Spiess, 1961; Dobzhansky y Spassky, 1962). Parece que en poblaciones abiertas sumamente variables existe un premio mayor para una interacción epistática armoniosa que para la evolución de supradominancia alélica. En tal población, donde cada gene tiene que funcionar en cada generación con una constelación siempre nueva de genes "ajenos" en varios loci, existe un premio alto para la universalidad de bondad en todas las combinaciones genéticas imaginables. En una población cerrada, las interacciones epistáticas se hacen cada vez más estandard y la variabilidad genética residual puede usarse para crear o mejorar la supradominancia en ciertos loci o secciones cromosómicas. Las poblaciones cerradas suelen vivir en ambientes mucho más uniformes que las poblaciones abiertas, lo que favorece aún más su homogeneidad genética. Estas supuestas diferencias entre poblaciones cerradas y abiertas tienen gran importancia para el problema de la especiación.

Wright (1931a, 1940, 1951a, etc.) ha afirmado que una estructura particular de una especie resulta especialmente apropiada *a*) para portar "una enorme reserva de variabilidad potencial bastante fácilmente disponible" y *b*) para "presentar la condición más favorable para transformarse como una sola especie". Esta estructura de especies favorecida es "una gran población de la especie total fragmentada en un gran número de poblaciones locales parcialmente aisladas... sin diferencias ambientales marcadas". Esta aseveración permanece vaga y sin significado si no se define el término "parcialmente aislada". En todas las especies extendidas y prósperas de los organismos sexuales más movibles el flujo de genes parece suficiente para mantener una gran semejanza en los acervos de genes de todas las poblaciones locales. En consecuencia desciende bruscamente la capacidad de la especie, como un todo, de almacenar la diversidad genética. Simpson (1953a:123) ha llegado a una conclusión similar:

> La debilidad principal de este modelo [de Wright] radica probablemente en el hecho de que *m* (transferencia de materiales genéticos de un demo a otro) debe ser muy baja, del orden de 0,01 a 0,001, o si no la separación entre demos será ineficaz para la evolución y la especie evolucionará como si fuera panmixta, es decir lentamente, adaptativamente, pero con poca potencialidad para un cambio o desplazamiento rápido en la dirección de la adaptación.

Los genéticos de poblaciones que han trabajado la vida entera con poblaciones cerradas en las que todo el aumento genético se debe a mutación, tienden a menospreciar la magnitud del aumento genético en poblaciones abiertas. Ni que decir tiene que es indiferente para ciertos aspectos de la evolución si los nuevos genes de una población se deben a mutación o a inmigración. Sin embargo, sería una gran equivocación amontonar estas dos fuentes de variación en los cálculos de su efecto, porque son de órdenes de magnitud totalmente diferentes. Estimo que el cambio genético

por generación debido a mutación en una población local rara vez excede de 10^{-5} por locus, mientras que el cambio debido a un flujo de gene normal es, al menos, de 10^{-3} a 10^{-2} para poblaciones abiertas que sean componentes normales de la especie. Para una población de cría efectiva local con frecuencia sólo de un 2×10 y habitualmente no superior a 3×10^2, esta diferencia de orden de magnitud a veces tiene una importancia vital. Por ejemplo, supongamos una población de 200 individuos, cada uno con 100 000 loci que se mutan a una velocidad de 1 por 10 000; daría lugar a 2 000 mutantes para 20 millones de loci, casi con seguridad una cifra máxima. Sin embargo, la dispersión introduciría un 40 por ciento de nuevos individuos en la población, es decir, 8 millones de genes de los cuales tal vez 200 000 serían nuevos para la población. Suponiendo que exista la misma cantidad de duplicación entre genes mutados e inmigrantes, la sustitución de genes por inmigración sería entonces 100 veces superior que la producida por mutación en este demo.

Sewall Wright, en sus estudios sobre la transformación evolutiva de las especies, plantea estas dos alternativas, 1) "especies de panmixia" y 2) "especies subdivididas en muchas poblaciones locales parcialmente aisladas". De hecho es probable que exista una diferencia mayor entre los extremos de 2) que entre 1) y 2). En vista de la selección constante en favor de los genes que se coadaptan fácilmente con genes inmigrantes, es muy probable que exista casi tanta cohesión en un sistema parcialmente aislado que en uno con panmixia. La discontinuidad acusada no es la que se da entre el sistema con panmixia y el sistema parcialmente aislado, sino entre el sistema parcialmente aislado y el sistema plenamente aislado. La importancia del aislamiento completo se impone en cuanto se toman en consideración los extensos efectos epistáticos de los genes. En consecuencia, una población no puede cambiar bruscamente mientras esté expuesta a los efectos normalizadores del flujo de genes.

La ausencia o la disminución drástica del flujo de genes entre poblaciones suele indicarse por discontinuidad morfológica, y cada ínsula tiene un fenotipo diferente (Capítulo XIII). A la inversa, la existencia de una cantidad apreciable de flujo de genes, incluso donde las barreras de distribución que existan parezcan bastante eficaces, está indicada por una variación pequeña o gradual. El efecto estabilizador del flujo de genes se aprecia del mejor modo por la uniformidad fenotípica o, al menos, por la variación solamente clinal a lo largo de amplias áreas. Cook (1961) ha calculado que se necesitan velocidades de inmigración muy altas para neutralizar la selección para genes sencillos; pero la inercia del epigenotipo total no puede, sin duda, incluirse en tales cálculos. La existencia de grupos de especies gemelas demuestra que no toda la uniformidad fenotípica se debe a flujo de genes. La canalización eficaz producirá el mismo efecto.

El ingreso continuo y elevado de genes, causado por el flujo de genes, es el factor a que principalmente se debe la cohesión genética de las poblaciones de una especie. No solamente produce la semejanza observada entre poblaciones contiguas, sino que constituye una de las principales razones de la lenta velocidad de evolución de especies extendidas comunes. Muchos autores han destacado la lentitud del cambio evolutivo (por ejemplo, Haldane, 1949b, 1954a, 1957). Ni la "lluvia" constante de mutaciones sobre una población, ni la fuerza erosiva incesante de la selección parecen tener ni con mucho el efecto que podría esperarse sobre la composición genotípica y el cambio fenotípico de las poblaciones. Incluso en "líneas que evolucionan con relativa rapidez, como los dinosaurios y los antepasados de los caballos, las longitudes mensurables, como las existentes entre puntos homólogos de dientes homólogos o entre longitudes corporales en general, cambian en cantidades del orden del 1-10 por ciento por millón de años. Para una razón de longitudes, lo que puede considerarse como una medida de la forma, una cifra representativa es la de un 2 por ciento" (Haldane, 1954b). En muchas líneas la evolución es todavía mucho más lenta. Tal lentitud de gran parte de la evolución contrasta acusadamente con los brotes de especiación que se han registrado en el depósito fósil de algunas estirpes, sobre archipiélagos tropicales (Hawai, Galápagos, Antillas), y en los lagos de agua dulce. Se acumulan pruebas de la existencia de velocidades sumamente desiguales de evolución y especiación. Análogamente, es probable que la acumulación de esta diferencia esté correlacionada y probablemente causada por diferencias en la estructura de la población de la especie respectiva.

El ajuste de poblaciones locales al ambiente local por la formación de razas o de ecotipos se ha destacado mucho en capítulos anteriores (Capítulos IX, XI, XII) por lo que parece ahora importante destacar la uniformidad básica de las especies distribuidas del modo más continuo. Ilustro este fenómeno (Mayr, 1954a) con el martín pescador de Nueva Guinea *Tanysiptera galatea*, que no muestra ninguna variación geográfica significativa en la vasta región de la isla con sus contrastes climáticos acusados. Sin embargo, en cada una de las islas adyacentes habitadas por esta especie existe una raza notoriamente distinta aunque se encuentre en la misma zona climática que el continente vecino. Todo taxonomista puede citar centenares de casos similares. Tenemos, por ejemplo, la mariposa *Maniola jurtina*, tan intensamente estudiada por E. M. Ford y sus colaboradores:

> Uno de los caracteres más sobresalientes de las hembras de *M. jurtina* es su notable uniformidad a lo largo de la mayor parte del sur de Inglaterra (excepto Cornualles). En esta región se producen algunas de las máximas variaciones de temperatura, precipitación de lluvia y geología que pueden encontrarse en Inglaterra. Los datos desde Cornualles a las Scillies muestran que el moteado es susceptible de una variación marcada. El hecho de que esto sea tan estable en otros lugares [por la mayoría del sur de Inglaterra] indica, no solamente que la selección natural lo mantiene en un valor óptimo, sino también que la especie por alguna razón no acusa la variación ambiental en esta parte de su margen (Dowdeswell, 1956).

El hecho, dado por indudable por todo taxonomista, de que él puede identificar los individuos de una especie (a menos que su margen esté fragmentado por aislamiento geográfico) cualquiera que sea el margen de la especie puede servir de nuevo ejemplo de este fenómeno. Análogamente los fisiólogos y embriólogos han publicado pruebas de una notable uniformidad de constantes fisiológicas por todo el margen de la mayoría de las especies. La unidad genética esencial de la especie es indudable. Sin embargo, los mecanismos que mantienen esta unidad siguen todavía en gran parte sin explorar. El flujo de genes no es lo suficientemente fuerte para hacer que estas especies constituyan casi en general una panmixia. Es mucho más probable que todas las poblaciones compartan un número limitado de sistemas epigenéticos con mucho éxito y de dispositivos homeostáticos que suponen una grave restricción al cambio genético y fenotípico.

Flujo de genes y estructura de la especie

Antes de estudiar las condiciones bajo las cuales puede, no obstante, verificarse una renovación genética, debemos considerar algunos de los efectos del flujo de genes sobre la estructura de la población y la variación fenotípica de la especie. Éstas se refieren a fenómenos, de antiguo familiares a los naturalistas, que han permanecido sin explicación hasta los recientes descubrimientos de la cohesión genética de poblaciones.

El problema del borde de la especie. El margen de una especie está delimitado por una línea pasada la cual los factores selectivos del ambiente impiden una reproducción eficaz. Esta línea se denomina el borde de la especie. Individuos aislados pueden aparecer anualmente en número considerable más allá de esta línea, sin embargo no consiguen establecerse de modo permanente. Aunque logren fundar nuevas colonias, éstas se eliminan antes o después en una estación adversa. En consecuencia el borde de la especie, fluctuando adelante y atrás, permanece como línea dinámicamente estable. El borde de la especie es uno de los fenómenos más interesantes de la evolución y de la ecología y, sin embargo, como problema científico ha permanecido casi totalmente ignorado. Kalela (1944) y otros autores finlandeses han estudiado expansiones del margen (desplazamientos del borde de la especie) como correlación de condiciones climáticas cambiantes. En la zona del borde se produce una carrera interminable entre la capacidad de reproducción y la mortalidad debida a condiciones

adversas. La densidad de población está muy por debajo del punto de saturación y la zona del borde es un lugar del área de una especie donde los factores que dependen de la densidad son de importancia menor, si no despreciable (Haldane, 1956; Birch, 1957).

La estabilidad esencial del borde de la especie, sobre la que se superponen las fluctuaciones anuales y seculares, podría parecer que contradice nuestra creencia en la capacidad de la selección natural. Cabría esperar que unos contados individuos pudieran sobrevivir en una zona que rodea inmediatamente al borde de la especie y formar una nueva población local que se adaptara mejor gradualmente bajo la continua influencia conformadora de la selección natural. Se podría esperar que el margen de la especie creciera por un proceso de acreción anual como los anillos de un árbol. Que así no suceda sorprende particularmente en los casos frecuentes en que las condiciones fuera del borde de la especie difieren ligeramente y sólo en grado de las condiciones en el interior de él (y donde tampoco existen barreras bruscas).

La solución de este enigma es, probablemente, que este proceso de adaptación local por selección se rompe anualmente por la inmigración de genes ajenos y de combinaciones de genes procedentes del interior del margen de la especie (Mayr, 1954a). Esto impide la selección de un complejo de genes estabilizado que se adapte a las condiciones de la zona del borde. Las poblaciones del borde probablemente apenas se mantienen, y los nuevos colonizadores que rebasan el borde de la especie (en especies móviles como aves e insectos) proceden de más al interior del área de la especie donde las condiciones permiten un mayor exceso de individuos y donde el aumento de densidad de población puede a su vez estimular la emigración, pero el complejo de genes no está adaptado a las condiciones de la región del borde.

Wallace (1959) ha discutido lo íntimamente asociados que están los problemas del borde de la especie y de la especiación. Una población periférica no consigue ocupar un nuevo ambiente fuera del margen actual de la especie debido a la destrucción incesante de complejos de genes nuevamente utilizables, a menos que puedan escapar a la recombinación. Esto implica, necesariamente, cierto grado de aislamiento geográfico. También necesita, donde este aislamiento no sea perfecto, algún mecanismo cromosómico que proteja los complejos de genes adaptados de las poblaciones del borde (véase luego).

Zonas híbridas estabilizadas. La estrechez de muchas zonas de hibridación alopátrida ha constituido de antiguo un enigma (Capítulo XIII). Aunque parezca que el apareamiento se produce al azar y que no existen barreras externas frente a la dispersión, algunas de estas zonas han permanecido muy estrechas durante miles de años (Meise, 1928a). Parece que cada uno de los complejos de genes parentales que se encuentran en estas zonas híbridas está tan perfectamente equilibrado consigo mismo que las recombinaciones entre ellos producen genotipos de adaptación inferior que se eliminan por selección. La constante selección en contra de los genes introgresivos reduce bruscamente el flujo de genes e impide el ensanchamiento gradual de las zonas híbridas. La estrechez es un carácter típico de muchas zonas de intergradación secundaria entre subespecies. A pesar de la ausencia de mecanismos de aislamiento y del carácter esencialmente fortuito de los apareamientos en la zona de contacto, los complejos de genes han alcanzado en estos casos un grado de incompatibilidad igual al de dos especies plenas.

El hecho de que ninguna presión de selección parezca capaz de completar el proceso de especiación en estas zonas de intergradación secundaria, constituye una gran objeción a la teoría de la *especiación semigeográfica*. Según esta teoría "la selección... debe actuar gradual y progresivamente para reducir al mínimo la difusión del plasma germinal entre regiones que requieren diferentes aptitudes especializadas... hasta que se produzca una línea de distinción a través de la cual existe un contraste relativamente acusado en la composición genética de la especie... lo que... permitirá que los dos cuerpos principales de la especie evolucionen casi con completa independencia" (Fischer, 1930). Otros autores han dado un paso más y han postulado que las especies adquirirían aislamiento reproductivo a lo largo de la línea de divergencia genética. Tal afirmación pasa por alto no sólo el flujo de genes sino también los factores cohesivos en los acervos de genes. Las diferencias genéticas entre poblaciones no sólo están constituidas por los cambios independientes de la frecuencia de genes en diferentes loci sino también por la reconstrucción armoniosa del genotipo total. Las adaptaciones ecotípicas menores en cualquiera de los lados del borde del habitat pueden conseguirse sin trastornos del epigenotipo básico de la especie; de hecho, éste es el único camino por el que pueden constituirse. Si la recombinación entre los dos genotipos adaptativos conduce a recombinaciones inviables, pueden favorecerse los mecanismos citológicos protectores (véase luego). No existe ninguna prueba ni de hecho probabilidad de que exista semejante especiación semigeográfica excepto en los casos especiales de mecanismos de incompatibilidad cromosómica (pág. 547).

Clinos y poblaciones periféricas. Los investigadores de la estructura de la especie han destacado desde antiguo dos elementos notorios, las ínsulas geográficas y los continuos que varían clinalmente. Además han destacado que los clinos sólo se dan regularmente donde las poblaciones son contiguas y que la variación de caracteres es irregular siempre que las poblaciones están aisladas. Finalmente han destacado la mayor variabilidad de las poblaciones centrales respecto a las periféricas. Hemos discutido con detalle en el Capítulo XIII las diversas interpretaciones genéticas, esen-

cialmente complementarias entre sí, que se han propuesto para explicar esas diferencias. Carson (1958b, 1959) sugirió que la homocigosidad estructural está favorecida en las poblaciones del borde por razón de que la selección puede favorecer la adaptación de todo el genotipo de un determinado nicho ecológico, bastante restringido. Tal homocigosidad favorece la recombinación libre "y así tal vez ayude a la síntesis de la base genética de una verdadera novedad adaptativa". Existen, sin embargo, una serie de observaciones y de consideraciones que indican que el modo de interpretar Carson la causa de la homocigosidad estructural en poblaciones marginales de *Drosophila* no señala, necesariamente, al factor más importante de las varias que influyen. En primer lugar existen, incluso en *Drosophila*, numerosas especies (como *virilis*) en las que las poblaciones centrales son estructuralmente uniformes, mientras que existen especies de saltamontes (White, 1957a), de *Drosophila* (Goldschmidt y Stumm-Zollinger, 1959), y de coleópteros *Chilocorus* (Smith, 1960) en los que los cromosomas de las poblaciones periféricas no son apreciablemente menos heterogéneos estructuralmente que los de las poblaciones centrales. Hay que admitir que tales observaciones plantean dificultades de interpretación a toda teoría de la adaptación. Stone y col. (1960) plantean otras cuestiones. Señalan que la medida de cromosomas "libres" empleada por Carson no es un índice preciso de la cantidad de recombinación, porque hay un aumento de la frecuencia de entrecruzamiento en los cromosomas "libres" para compensar la cantidad de cromosomas atados en inversiones (Schultz y Redfield, 1951; Oksala, 1958). Debería mencionarse, entre paréntesis, que la variabilidad cromosómica de las poblaciones naturales no siempre refleja el grado de adaptabilidad. La variabilidad cromosómica puede aumentar acusadamente en una zona híbrida secundaria (Capítulo XIII) entre poblaciones que difieren en los cromosomas. La zona de contacto entre las razas de cromosoma 13 y de cromosoma 18 de *Thais lapillus* (Staiger, 1954) constituye un ejemplo típico. Hasta ahora sólo se conoce para contadas poblaciones naturales hasta qué grado tal hibridación ha contribuido a la variación cromosómica observada.

Parece muy probable que la uniformidad cromosómica de las áreas periféricas se deba al aumento de resistencia a la diversidad genética más bien que a una ventaja selectiva del aumento de recombinación. Esta conclusión está apoyada por la observación (Capítulo XI) de que el polimorfismo génico es probablemente máximo en las poblaciones centrales y con frecuencia está sustituido por el monomorfismo en las poblaciones periféricas. Esto no puede estar correlacionado con la cantidad de recombinación. Es mucho más probable que el monomorfismo de las poblaciones periféricas, donde se produzca, sea una consecuencia de la cohesión genética de la especie. Estas poblaciones marginales comparten el sistema homeostático, el epigenotipo, de la especie como un todo. Padecen el grave inconveniente de tener que conservarse coadaptadas al acervo de genes de la especie como un todo (y asimilar una corriente continua de inmigrantes procedentes de regiones más centrales) y sin embargo estar adaptadas a condiciones locales. El complejo de genes básico de la especie (con todas las canalizaciones y retrorregulaciones específicas de la especie) funciona óptimamente en el área para la que surgió por selección, habitualmente algo cerca del centro. En este lugar está en equilibrio con el medio y puede hacer frente a mucha variación genética superpuesta y a invasión del nicho. Hacia la periferia este genotipo básico de la especie es cada vez menos apropiado y el abatimiento de la variación genética que permite, va haciendo ésta cada vez más estrecha hasta que se alcanza mucha uniformidad. Una población de este tipo, empobrecida y sin embargo independiente, no constituye el punto ideal de partida para la especiación. Como veremos es indispensable cierto grado de aislamiento.

La reconstitución genética de la población aislada

La argumentación de la sección anterior ha sido esencialmente negativa. Ha demostrado que las poblaciones contiguas de una especie se mantienen reunidas por un lazo tan estrecho de cohesión genética que es imposible dividir este acervo de genes, esencialmente unitario, en dos. No existe ningún mecanismo (excepto la especiación instantánea por poliploidía) que pueda aflojar la cohesión hasta un grado que permita el desarrollo simpátrida de dos complejos de genes independientes que den lugar a un aislamiento reproductivo y a compatibilidad ecológica. Tenemos que desarrollar ahora la otra mitad del argumento y mostrar los acontecimientos genéticos que se verifican en poblaciones espacialmente aisladas, y cómo conducen a la formación de mecanismos de aislamiento, a la vez que mantienen siempre sin trastornos la integración genética del acervo de genes.

La población aislada. Estudiemos la historia genética de una población recientemente fundada que esté espacialmente aislada de la población parental de que procede. Comencemos haciendo los dos supuestos simplificadores de que la nueva población es al principio completamente idéntica genéticamente con la población parental y que los ambientes de las dos poblaciones son idénticos. Sin embargo, incluso así, en cuanto se separan, las dos poblaciones divergen en sus contenidos genéticos por una serie de razones. Es nula la probabilidad de que las mismas mutaciones se produzcan en las dos poblaciones con el mismo orden. Cada mutación incorporada cambia el fondo genético de la población lo que afecta el valor selectivo de todas las mutaciones ulteriores. Además, la recombinación producirá diferentes genotipos en los dos acervos de genes y, como un mismo gene puede poseer diferentes valores selectivos en diferentes genotipos, el hecho probablemente provocará un desplazamiento gradual de las

frecuencias de genes. Un tercer factor que conduce a la divergencia del acervo de genes es la "indeterminación genética" (Capítulo VIII). Si varias combinaciones de genes tienen los mismos valores selectivos (con respecto a una presión de selección dada) el puro azar o algún efecto pleiotrópico sin relación puede decidir lo que se establecerá en un acervo de genes dado. Los cambios en la frecuencia de genes debidos a "indeterminación genética" no serán los mismos en las dos poblaciones independientes. Cada divergencia de los dos acervos de genes aumenta la diferencia en el fondo genético de todos los genes de las dos poblaciones, lo que tenderá a establecer nuevas presiones de selección. De este modo la divergencia constituye, evidentemente, un proceso acelerado.

A este cambio, sin embargo, se oponen varios mecanismos genéticos, en particular por los sistemas heteróticos equilibrados (homeostasis genética). Parece que el epigenotipo básico de una especie, el sistema de las canalizaciones y retrorregulaciones del desarrollo, está tan bien integrado que con frecuencia se resiste al cambio con notable tenacidad. Se conocen numerosos casos en que las poblaciones han permanecido notablemente semejantes a la población parental a pesar de largos períodos de total aislamiento. A menos que las condiciones ambientales así como la composición y la estructura de la población aislada favorezcan el proceso de la especiación, el cambio genético hacia el nivel de especie no avanzará sino lentamente.

Esta consideración nos hace volver a los dos supuestos simplificadores que antes hicimos. Ninguno, sin duda, es verdadero. Los agentes selectivos a que están expuestas las dos poblaciones separadas no son los mismos ya que no hay dos lugares en la superficie de la tierra cuyo ambiente físico sea totalmente idéntico. Donde una población está totalmente aislada, la composición de la biota es, invariablemente, diferente y este desplazamiento del ambiente biótico se traduce en una enérgica diferencia de la presión de selección. Esto es cierto para la competencia, la depredación y cualquier otra interacción ecológica que pueda existir.

Estas condiciones locales ejercen presiones de selección que conducen a un cambio constante de los contenidos de genes y al desarrollo de numerosos ajustes nuevos. Después de haberse adaptado a un nuevo ambiente puede conducir a una reconstrucción genética suficientemente intensa para afectar la naturaleza de los mecanismos de aislamiento, incluyendo barreras de esterilidad potenciales con otras poblaciones hermanas. Goldschmidt supuso que tales "adaptaciones existenciales", como él las llamaba, carecen de persistencia, pero todas las pruebas de que disponemos contradicen este supuesto. Cuando tal población "reconstruida" vuelve a la región de origen, se adaptará por la superposición de una nueva serie de modificaciones genéticas. Hay muchas pruebas, procedentes del campo de la genética microbiana, de que si la presión de selección favorece la

vuelta de una estirpe mutada a la norma de reacción original, el hecho rara vez se produce por retromutación, sino habitualmente por una mutación compensadora en un segundo locus. Por ejemplo si *AB* designa una estirpe independiente de la estreptomicina y *aB* una estirpe dependiente, la vuelta a la independencia se verificará por una mutación de *B* que se traduzca en el genotipo *ab*. De este modo el genotipo restablecido difie-

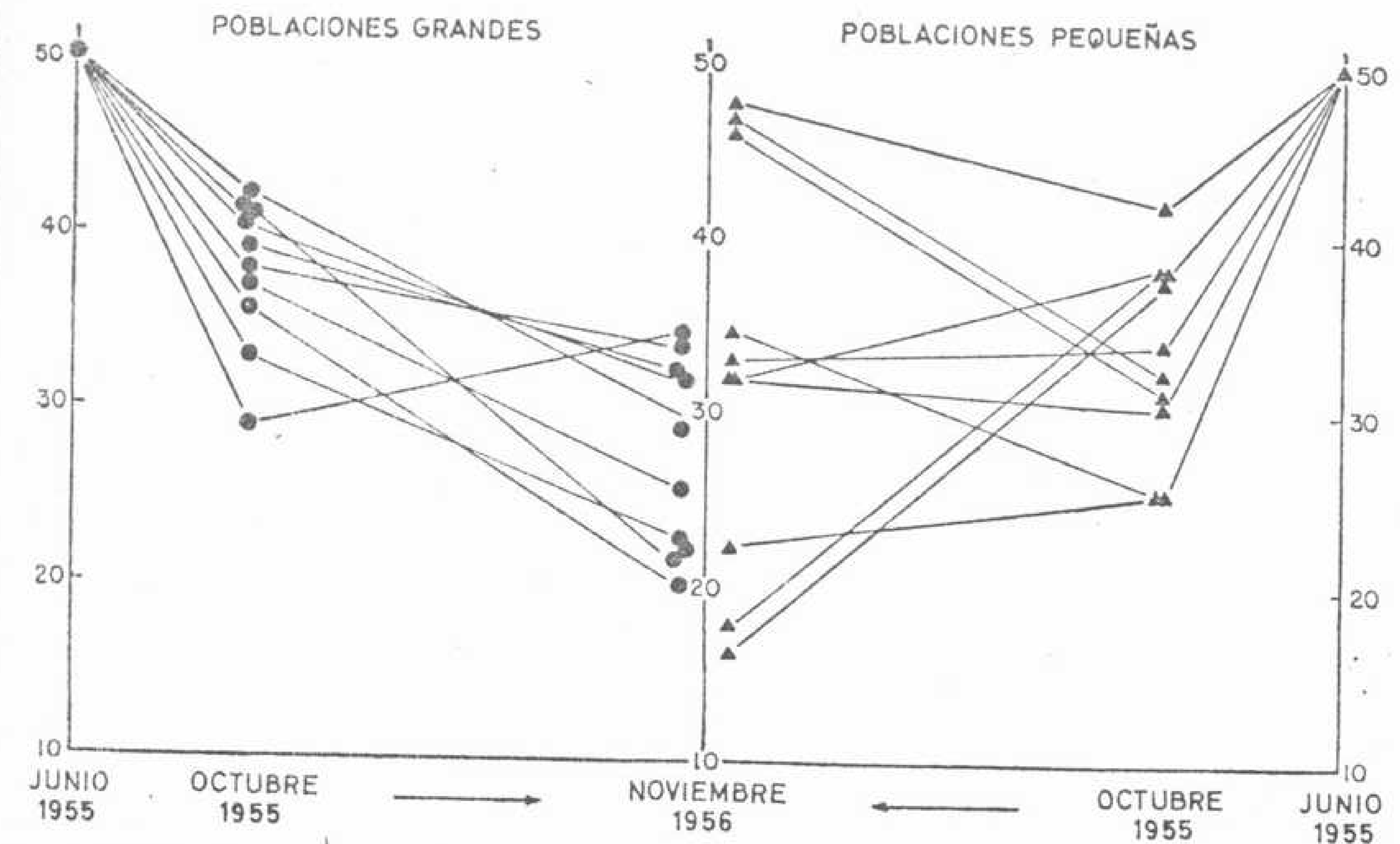


FIG. XVII-1. La frecuencia (tanto por ciento, escalas verticales) de cromosomas *PP* en 20 poblaciones experimentales análogas de origen geográfico mezclado (Texas y California). Las poblaciones que han pasado por el cuello de botella de un pequeño tamaño de población muestran mucha mayor varianza al cabo de 17 meses que las poblaciones continuamente grandes. (Según Dobzhansky y Pavlovsky, 1957.)

re del original, de hecho, por dos factores genéticos. Finalmente, las dos poblaciones divergentes no son idénticas ni inicialmente.

Principio del fundador. Los fundadores de una nueva colonia de una especie es inevitable que sólo contengan una pequeña fracción de la variación total de la especie parental (véase Capítulo VIII). Toda la evolución ulterior se producirá a partir de esta dotación original. La gran importancia de esta restricción se nos impone por recientes experimentos de selección en que varias estirpes paralelas se expusieron a la misma presión de selección. Casi inevitablemente el resultado final fue diferente en las distintas líneas. Cuanto más pequeñas fueran las poblaciones de partida, mayor resultó el grado de indeterminación. Diez poblaciones experimentales cada una de las cuales descendía de sólo veinte fundadores divergían mucho más entre sí que otras diez poblaciones fundadas cada una por 4 000 individuos, aunque las 20 poblaciones procedían de las mis-

mas poblaciones parentales. (Dobzhansky y Pavlovsky, 1947; Fig. XVII-1.)

Los fundadores portan un depósito de diversidad genética tan pequeño que la población fundada por ellos resulta sumamente vulnerable a los peligros de la reproducción dentro de ella (homocigosidad). La situación se agrava en la mayoría de los casos por la uniformidad ecológica del ambiente insular y la consiguiente unilateralidad de la selección. La frecuente extinción de las poblaciones insulares, establecidas por fundadores, puede atribuirse en gran parte a esta causa. La extinción en condiciones adversas, es también el destino de la mayoría de las ínsulas periféricas. La historia de la extinción indica que una caída del tamaño de población por debajo de cierto nivel resulta fatal en muchas especies. No disponemos de suficiente información que nos indique si el nivel crítico consta, en un caso dado, de 100, 50, 12 ó 6 individuos. Sin embargo, se ha establecido indudablemente (Lerner, 1954) que una pérdida seria de viabilidad ("depresión por cruzamiento puro") suele producirse en una población procedente de una especie que normalmente se cruce exteriormente y que bruscamente se vea sometida a un cruzamiento interno intenso (Capítulo IX).

La probabilidad de éxito de una población fundadora

El conocimiento de la frecuencia de extinción de especies insulares y de la grave depresión por cruzamiento intrapoblacional observada por los criadores de animales, sugiere una imagen sombría de las perspectivas de una población fundadora. Sin embargo hay que ser cauto al generalizar a partir de experimentos de selección muy artificiales. La selección en la naturaleza, incluso en la población más pequeña, se hace, primariamente, para la adaptación general. Lo mismo vale para las denominadas líneas puras "no seleccionadas" en el laboratorio. Las conjugaciones hermano-hermana pueden continuarse en ciertos organismos durante centenares de generaciones sin seria disminución de la viabilidad y fertilidad, mientras que en otros organismos tal plan de reproducción conduce a una extinción rápida. En conjunto, la pérdida de varianza genética por cruzamiento interno se produce mucho más lentamente de lo que cabría esperar (Tantawy y Reeve, 1956).

Hay pruebas abundantes en la literatura de una población fundadora con un extraordinario éxito ocasional. Hutton (1897) señaló hace mucho que una cantidad bastante considerable de cruzamiento interno en las colonias nuevas no resulta forzosamente perjudicial. Como ejemplo da un gran número de animales introducido en Nueva Zelanda en que la descendencia de contados individuos ha sido, no obstante, sumamente fecunda. Así sucede para la abeja, el faisán, el cisne negro y muchas otras aves, el conejo, el oposum de Tasmania, el ciervo y algunos insectos introducidos circunstancialmente. Lo mismo vale para otros muchos animales y vegetales inmigrantes de todos los continentes (Elton, 1958). Los animales con reproducción dentro de la estirpe son sin duda mucho mejores colonizadores que los que tienen reproducción externa.

A veces una población extraordinariamente pequeña se mantiene con éxito durante una larga serie de generaciones. Algunas especies de peces en manantiales de desierto se han mantenido miles de años aunque su población en ocasiones ha descendido a menos de 100 (Miller, 1948, 1961; Hubbs y Springer, 1957). Un rebaño "salvaje" bovino que en un principio tenía por término medio 60 cabezas se ha mantenido en el parque de Chillingham Castle en Northumberland (Inglaterra) durante unos 700 años. Durante los 30 años que antecedieron a 1947, el rebaño se mantuvo casi constantemente en unas 35-40 cabezas. Sólo sobrevivieron 13 individuos al duro invierno de 1947. En 1956, el rebaño constaba de cinco toros, 10 vacas, una ternera macho y tres terneras hembras (Bilton, 1957). Sólo en los últimos años el rebaño ha mostrado síntomas manifiestos de depresión por cruzamiento interno. El bisonte americano, el íbice europeo y otros mamíferos han vencido con éxito una extremada reducción de número (Buzzati-Traverso, 1950). Los millones de hamsters dorados *(Mesocricetus auratus)* de los laboratorios de todo el mundo se suponen todos descendientes de una sola hembra preñada. El establecimiento de colonias con mucho éxito por fundadores singulares, no sólo es factible, sino que parece el método normal de propagarse muchas especies de animales y plantas.

Estas observaciones también alcanzan al problema de la composición de las especies raras. También aquí cabría esperar *a priori* una mayor homocigosidad por cruzamiento interno. Los datos disponibles son escasos, pero se oponen al supuesto. En el saltamontes muy raro *Pedioscirtetes nevadensis,* White y Nickerson (1951) encontraron que uno o dos pares de autosomas eran heterocigóticos en la mayoría de los individuos de una población local. El corrimiento ha sido, pues, incapaz de vencer una ventaja evidente, pero aún no analizada, de la condición heterocigótica. En *Moraba scurra,* un saltamontes australiano reducido a poblaciones aisladas en cementerios, muchas de ellas muy pequeñas, White (1957c) encontró que sólo unos pocos de los cariotipos polimorfos habituales de esta especie se han hecho homocigóticos. Se ha registrado muchas veces en la literatura genética la tenacidad con que la variabilidad genética se mantiene en pequeñas poblaciones de laboratorio a lo largo de decenas de generaciones de cruzamiento dentro de la población. El papel de la supradominancia de impedir la pérdida de la variabilidad genética de las poblaciones ha sido analizado por Tantawy y Reede (1956) en experimentos cuidadosamente ideados.

Cuando se habla de poblaciones fundadoras "homocigóticas" debemos tener en cuenta que el hecho es sólo relativamente cierto. Es extraordi-

naria la cantidad de variabilidad genética que porta en su genotipo incluso un solo individuo diploide. No menos de 11 entre 21 pares salvajes de *Drosophila melanogaster*, cruzándose entre sí, dieron lugar (entre mil individuos de la generación F_2) al menos a un individuo con el defecto genético raro de "cross-veinlessness" (Milkman, 1960c). Tal vez nada demuestre mejor la cantidad de variabilidad genética oculta, que el trabajo sobre recombinación de Dobzhansky y sus colaboradores (Spassky y col., 1958; Spiess, 1959).

El ambiente genético y biótico de la población fundadora

La población fundadora difiere de la población parental, no sólo en la reducción brusca de la diversidad de su acervo de genes, sino también en estar expuesta a una constelación totalmente nueva de factores ambientales, tanto bióticos como genéticos. El más importante de ellos es la súbita conversión de una población abierta en una población cerrada, y es más en una población *cerrada pequeña*. La nueva población de pronto queda totalmente emancipada de la población parental. En una población abierta existe una entrada constante y bastante elevada de genes ajenos. "Poca o ninguna atención se ha prestado en el pasado al efecto de estos genes ajenos sobre la viabilidad relativa de los genes del complejo genético en el que se introdujeron. Parece probable que la frecuente introducción de genes ajenos en un acervo de genes conducirá a la selección de aquellos genes nativos que sean tolerantes para la combinación con estos genes ajenos, es decir, que producen heterocigotes viables con un gran surtido de genes o de combinaciones de genes ajenos" (Mayr, 1954a; Fig. XVII-2). He calificado tales genes de genes "aprendices de todo y maestros de nada" o "buenos mezcladores". En cuanto ellos se separan del continuo aflujo de genes ajenos, tales "buenos mezcladores" pierden su especialísima ventaja selectiva.

Un desplazamiento similar en el valor selectivo de los genes se observa cuando se establece una nueva población experimental con individuos tomados de una población abierta. Por ejemplo, es evidente (Capítulo IX) que el potencial para la heterosis no se utiliza al máximo en poblaciones abiertas. Esto se demuestra por cruzamientos entre poblaciones (siempre que las poblaciones no estén demasiado distantes), en las que los F_1 son casi siempre heteróticos. Como Wallace (1955) ha dicho correctamente, "cuanto mayor sea la viabilidad media de los híbridos F_1, entre poblaciones, mayor es el precio pagado por las poblaciones locales por un acervo de genes integrado capaz de transmitirse con éxito de generación en generación". La necesidad de mantener interacciones epistáticas armoniosas, frente al flujo de genes, es una de las varias razones para la disminución del número de loci supradominantes en una población abierta.

Después de transformar una población abierta en una cerrada, siempre resulta posible mejorar por selección natural la coadaptación del número limitado y estable de genes.

Sin embargo, los hechos son discutibles, y han sido objeto de interpretaciones diferentes y, de hecho, contradictorias. Incluso, aunque numerosos loci en una población abierta sean heterocigóticos, el número de loci enérgicamente supradominantes es aparentemente pequeño. Después de la transformación de la población abierta en cerrada la homocigosidad aumenta inevitablemente, y, sin embargo, la supradominancia puede asimismo aumentar en unos cuantos loci favorecidos. La selección por aumento de supradominancia en estos loci resulta posible por la eliminación del efecto perturbador de un gran aflujo genético generación tras generación (Spiess, 1961; Dobzhansky y Spassky, 1962).

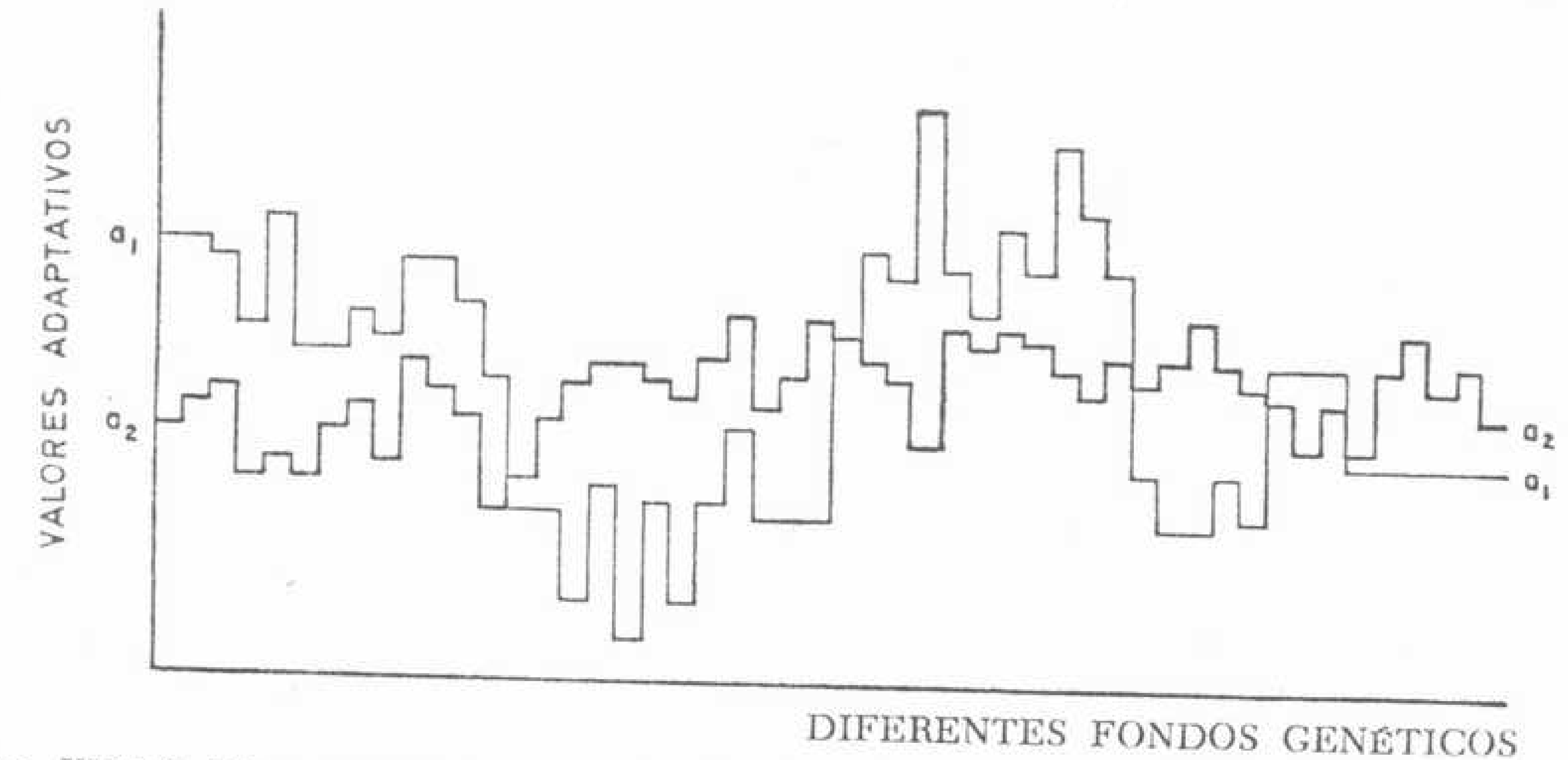


FIG. XVII-2. Diagrama que representa el valor adaptativo cambiante de los genes a_1 y a_2 sobre diferentes fondos genéticos. El gene a_1 es muy bueno en algunos fondos y muy pobre en otros; el gene a_2 sólo fluctúa ligeramente alrededor de su media. (Según Mayr, 1954a.)

El efecto del aumento de homocigosidad en los otros loci de la población fundadora resulta, tal vez, más importante.

Como consecuencia del aumento de frecuencia en la población fundadora, los homocigotes estarán mucho más expuestos a la selección y se verán favorecidos los genes especialmente viables en condición de homocigosis. Así pues, el "solista" es ahora el favorito, en lugar del "buen mezclador". Llegamos, pues, a la importante conclusión de que *el mero cambio del ambiente genético puede cambiar considerablemente el valor selectivo de un gene* (y en particular lo hace así el cambio de una población abierta en cerrada). Este cambio, de hecho, es el cambio genético más enérgico (excepto la poliploidia y la hibridación) que puede verificarse en una población natural, puesto que afecta a todos los loci a la vez. De hecho, puede tener el carácter de una verdadera "revolución genética". Además, esta "revolución genética"

desencadenada por el aislamiento de la población fundadora puede tener el carácter de una reacción en cadena. Los cambios en un locus pueden afectar, a su vez, a los valores selectivos de muchos otros loci, hasta que finalmente el sistema alcance un nuevo estado de equilibrio (Mayr, 1954a).*

Existen otras varias razones para la posibilidad de rápida renovación genética en poblaciones que pasan por el "cuello de botella" de un tamaño de población reducido. Haldane (1957) llega a la conclusión de que (en tanto que la selección no sea demasiado intensa) el número de muertes necesario para asegurar la sustitución, por selección natural, de un gene por otro no depende del valor selectivo del gene, sino sólo del logaritmo natural de su frecuencia inicial. Como esta frecuencia inicial de un nuevo gene en una población es, normalmente, una fracción muy pequeña del 1 por ciento, y como grandes números de genes se sustituyen durante la evolución, Haldane postula velocidades evolutivas extremadamente bajas. Sin embargo, genes que por doquier son raros pueden estar en una población fundadora con una frecuencia inicial alta. Esto aceleraría su fijación.

Existen aún otros factores que favorecen una rápida renovación genética, por ejemplo una posible acción sinérgica de genes perjudiciales (Capítulo IX). Asimismo, en el nuevo ambiente de la población fundadora existirán, de hecho, intensidades de selección muy altas contra ciertos genes que habían sido favorables en la población parental.

Haldane (1956) ha llamado la atención sobre otra diferencia entre poblaciones aisladas centrales y periféricas: el papel de la mortalidad independiente de la densidad. En las poblaciones centrales de una especie, el ambiente físico y el biótico son óptimos y la mayor parte de la mortalidad está relacionada de algún modo con la elevada densidad de población. En las poblaciones periféricas y periféricamente aisladas las condiciones suelen acercarse al mínimo requerido por la especie. En años malos las poblaciones serán barridas o casi barridas y en buenos años llegarán a números grandes (en vista de la escasez de depredadores y de gérmenes patógenos específicos de la especie). Existirán, pues, fuertes fluctuaciones de población que también aumentan la velocidad de renovación genética. La intensidad de los factores que dependen de la densidad en la parte central del margen de la especie amortigua tales fluctuaciones (véase Capítulo XIII).

Finalmente, como White (1959) ha señalado, la reducción en el polimorfismo y en los equilibrios heterocigóticos que encontramos en poblaciones periféricas (y parcialmente aisladas) reducen la homeostasis y la

* El objeto de esta comunicación fue considerado por un crítico como la introducción de "otra variedad de la teoría del corrimiento genético, el principio del fundador". Deseo hacer una corrección. El principio del fundador se introdujo doce años antes (Mayr, 1942:237) y el propósito de la comunicación de 1954 fue destacar la importancia de la selección: todo gene puede tener o tendrá un nuevo valor selectivo en el medio genético violentamente alterado de la población fundadora.

inercia evolutiva de estas poblaciones. Son mucho más capaces de responder a nuevas presiones de selección y, en consecuencia, a nuevas oportunidades evolutivas que las poblaciones del "corazón muerto" de la especie. Se encuentran en posición mucho más directa de utilizar nuevas combinaciones de genes que se generan durante la revolución genética de las poblaciones en las que los genes están estrechamente enlazados por numerosos mecanismos de equilibrio. El hecho de que las poblaciones que se especian sean relativamente monomorfas se manifiesta no sólo por la reducción del polimorfismo observada en poblaciones periféricas (Mayr y Stresemann, 1950; Carson, 1955b) sino también por la observación de que especies íntimamente relacionadas, cromosómicamente polimorfas, poseen en común sólo corta cantidad de este polimorfismo. Por ejemplo, las dos especies gemelas *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis,* ambas sumamente polimorfas en inversiones del tercer cromosoma, sólo poseen en común una inversión. Lo mismo sucede para las especies relacionadas los grupos de *Drosophila, virilis* (Stone y col., 1960), *repleta* (Wasserman, 1960, 1962 y *willistoni* (Carson, 1954).

Cambios cromosómicos durante la especiación

La revolución genética en poblaciones periféricamente aisladas se ha interpretado, hasta ahora, en términos de la "genética de la vaina de guisante", en términos de desplazamiento en la frecuencia de genes. Tal interpretación contrasta abiertamente con la creencia de muchos de los primeros citogenéticos de que la especiación es el resultado de una reorganización estructural de los cromosomas. Esta hipótesis se basaba en tres observaciones distintas válidas: 1) en que la especiación es el origen de discontinuidades, 2) en que las especies emparentadas con frecuencia difieren en su pauta cromosómica, y 3) en que ciertos cambios cromosómicos, como son las translocaciones recíprocas, son parcialmente aisladoras debido a que causan mucha esterilidad entre los heterocigotes. Estos ejemplos se han reunido dentro de la teoría de que un cambio cromosómico puede dar, en un solo paso, origen a un individuo que esté reproductivamente aislado de los miembros de la especie parental. Esto explicaría el origen instantáneo de mecanismos de aislamiento, acontecimiento que se perseguía ansiosamente en aquella época. Estudios ulteriores han demostrado que tal hipótesis es insostenible. No sólo tropieza con las mismas dificultades que otras tentativas de establecer nuevas especies por individuos aislados (Capítulo XV), sino que se oponen a ella todos los hechos conocidos de la variación cromosómica (White, 1954, 1957, 1959).

Muchas especies son polimorfas para las verdaderas diferencias cromosómicas que, en otros casos, diferencian especies íntimamente emparentadas. En *Drosophila,* donde gran parte de la diferencia citológica en-

tre especies emparentadas parece deberse a inversiones paracéntricas, el polimorfismo para esas inversiones está muy difundido en poblaciones naturales. En ciertos géneros de ortópteros, las especies difieren entre sí por inversiones pericéntricas, y éstas son tan frecuentes como una condición polimorfa dentro de la especie. Muchas especies son individualmente variables respecto al número de cromosomas, en general debido a la fusión céntrica de cromosomas acrocéntricos. En el caso extremo de *Thais (Purpura) lapillus*, una sola población puede ser polimorfa para no menos de cinco de tales fusiones céntricas (Staiger, 1954). Evidentemente ni siquiera este tipo notorio de cambio cromosómico sirve de mecanismo interespecífico de aislamiento.

A la inversa, especies bien definidas y aisladas en la reproducción pueden concordar completamente en la estructura de sus cromosomas y diferir únicamente en sus contenidos de genes. Ya no puede dudarse de que la especiación puede conseguirse por diferenciación de los genes sin reorganización estructural.

Aunque la vieja hipótesis citogénica de la especiación instantánea por mutación cromosómica no pueda ya defenderse, se ha renovado el interés en años recientes por el papel de la estructura cromosómica en la especiación; Wallace (1959) señala, ampliando el argumento de Mayr (1954a), que la adaptación local de poblaciones periféricas se facilitaría por todo mecanismo que protegiera sus acervos de genes contra el efecto disruptivo de la inmigración de genes de poblaciones más centrales. Como el aislamiento reproductivo no existe entre representantes de poblaciones coespecíficas, se necesita algún tipo de protección "mecánica". Toda reordenación cromosómica que impida el entrecruzamiento servirá de tal dispositivo protector. Dejará "encerradas" las secuencias de genes coadaptadas y las protegerá contra la recombinación. Tal dispositivo de "encierro" será sumamente selectivo, ya que un apareamiento entre dos individuos indígenas de la periferia producirá descendencia de mayor adaptación que uno entre un individuo periférico y uno central.

Toda inversión, disociación cromosómica de Robertson, o translocación, que reduzca la recombinación entre cromosomas "normales" y periféricos, asegurará la conservación de los complejos de genes locales y facilitará la selección continuada de los contenidos de las secciones de cromosomas protegidas por su creciente adaptación al medio local. Como Wallace señala, los portadores de tales cromosomas o secciones de cromosomas protegidos, por ser miembros de poblaciones periféricas, están mejor adaptados al medio marginal que los genotipos con los contenidos de genes de la población central. Como consecuencia de su adaptación parcial al medio del borde, están favorecidos para difundirse más allá del borde actual de la especie, tan pronto como surja un mecanismo genético que perfeccionara la adaptación. El aspecto importante de la opinión de Wallace es que destaca la importancia adaptativa de la reorganización cromosómica en términos de la protección contra la recombinación rompedora.

Anólogamente, White (1959) llega a la conclusión de la considerable importancia de cambios estructurales en los cromosomas para la especiación, pero basándose en una serie distinta de observaciones y de premisas. Entre los muchos tipos de reordenaciones cromosómicas (inversiones paracéntricas, translocaciones y fusiones o disociaciones céntricas) solamente un tipo suele tender a aumentar el polimorfismo equilibrado en un grupo dado de animales. Pueden servir de ejemplo, poblaciones de *Drosophila* polimorfas para inversiones paracéntricas, ciertos saltamontes (Morabinae, Trimerotropi) que lo son para inversiones pericéntricas, algunos escorpiones y cucarachas para translocaciones, y alguno coleópteros y mantis para fusiones y disociaciones. Los heterocigotes estructurales son frecuentes en tales poblaciones; de hecho, su superioridad selectiva es la causa del mantenimiento del polimorfismo. Sin embargo, si se estudian especies íntimamente emparentadas, con frecuencia se observa que difieren en reordenaciones cromosómicas y que los híbridos entre ellos no muestran ninguna superioridad heterocigótica o solamente una superioridad temporal o local. Sin duda, debe recordarse, que ninguna diferencia genética, sea génica o cromosómica, puede nunca establecerse en una población o en una especie sin haber pasado por la fase de heterocigosidad. White cree que una población que se especia entra en una fase, temporal y tal vez algo "improbable", de heterocigosidad en tanto pasa por la "revolución genética" antes descrita. Esto siempre supone una sustitución de un polimorfismo equilibrado previamente existente por monomorfismo, y se traduce en un cambio más o menos drástico del fondo genético.

> La pérdida de tal polimorfismo es, pues, probable que conduzca al colapso de otros polimorfismos genéticos ligados adaptativamente a él. El nivel general de polimorfismo equilibrado cae bruscamente y con él el ruido genético (véase Capítulo IX), lo que probablemente facilita el establecimiento de polimorfismos totalmente nuevos... Considerando de este modo el asunto, no es difícil imaginar que, al menos en muchos grupos de animales, la fijación de reordenaciones cromosómicas pueda desempeñar un papel bastante especial en el proceso de especiación (White, 1959).

Lo que deja sin resolver este modelo, el premio selectivo al establecimiento de polimorfismos totalmente nuevos, lo explica el modelo de Wallace. Las dos hipótesis juntas facilitan una explicación convincente de la reconstrucción del cariotipo estructural que con tanta frecuencia acompaña a la especiación. El posible papel que puedan desempeñar en el origen de mecanismo de aislamiento, se discutirá luego. Es interesante que los investigadores de la especiación vegetal hayan desarrollado con independencia un modelo muy similar de formación rápida de especies en poblaciones periféricas (por ejemplo, Lewis y Raven, 1958; Lewis, 1962).

Consecuencias de la revolución genética

Los cambios genéticos que se verifican en una población aislada tienen consecuencias múltiples. Al romperse la cohesión del acervo de genes parental, se establecen condiciones favorables para partir en nuevas direcciones. La dirección que tome tal partida es en gran parte impredecible, ya que el azar entra en el cuadro en muy diversos niveles, gamético, cigótico, de desarrollo, de conducta, ambiental, aunque los resultados de estos acontecimientos fortuitos estén continuamente guiados por selección natural. Estos resultados se refieren al genotipo así como a todo aspecto del fenotipo. El paso de la población a través de un cuello de botella permite desplazamientos bastante drásticos, que hubieran sido resistidos por el sistema homeostático de la población parental continental bien integrada. Vamos a discutir la naturaleza de estos cambios.

Durante una revolución genética, la población pasará de una condición bien integrada y estable, a través de un período sumamente inestable, a otro período de integración equilibrada. El paso por el cuello de botella y la llegada al nuevo equilibrio se caracterizan por la producción de varios procesos genéticos. Los más notorios son una gran pérdida de variabilidad genética (Fig. XVII-3). Para esta pérdida hay una serie de razones: 1) los fundadores representan sólo una fracción de la variabilidad de la especie; 2) debido a la generación dentro de la estirpe, un número mayor de homocigotes se harán recesivos y quedarán expuestos a selección; 3) debido a la reducción del tamaño de población, se producirán cambios en el valor selectivo de aleles y ciertos aleles se eliminarán (pérdida de "buenos mezcladores"); 4) durante la reconstitución de los epigenotipos, muchos genes perderán la ventaja de formar parte de un sistema equilibrado y se seleccionarán en contra; 5) mientras que la nueva población siga pequeña puede perder genes adicionales por error de desmuestre.

No toda esta pérdida de variabilidad genética es perjudicial. Reduce la carga genética muy bruscamente y da a la población superviviente una "partida limpia". La capacidad de las poblaciones pequeñas de librarse de factores genéticos perjudiciales es sumamente notable. Las pequeñas poblaciones de *Drosophila novamexicana* y *D. hydei* en las regiones del desierto del suroeste de EE. UU. portan muy pocos factores perjudiciales. La pequeña población de *D. ananassae* en la isla de Rongerik (islas Marshall) se recuperó al cabo de unas 26 generaciones, y la población algo mayor de la isla Rongelap a las 40 generaciones, de un daño mutacional sufrido por exposición radioactiva (Stone y Wilson, 1958). Análogamente, en poblaciones experimentales se observa una disminución de la frecuencia de factores perjudiciales cuando se reduce el tamaño de población (Wallace, 1959).

Una revolución genética genuina se caracteriza por una ruptura de la

homeostasis genética por una pérdida o una reconstitución de sistemas equilibrados previamente existentes. La población pasa por un estado lábil. La situación se hace todavía más aguda por el hecho (que discutiremos luego) de que la población ha de enfrentarse con nuevas presiones de selección debidas al cambio del medio físico y biótico en la ínsula.

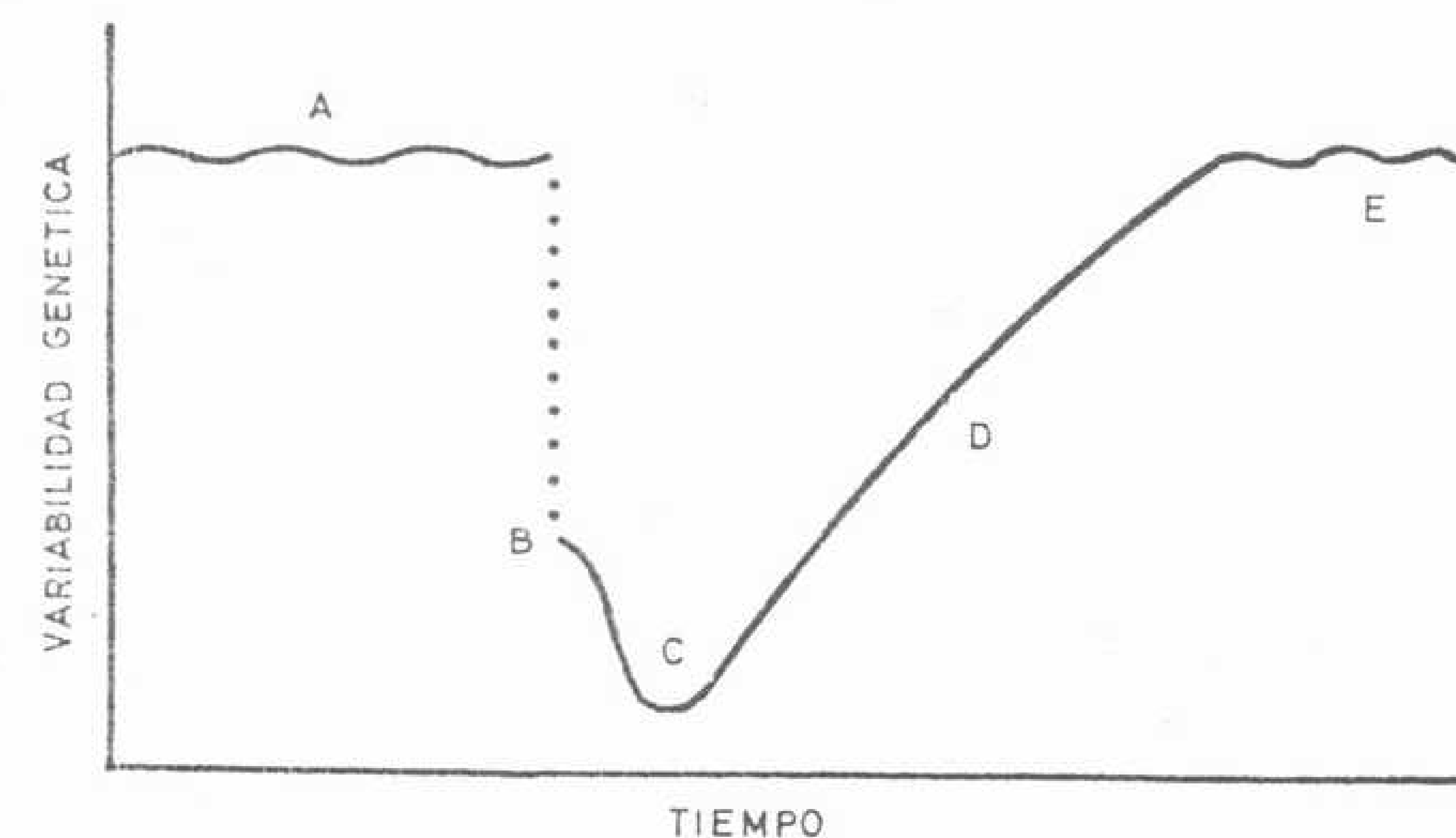


Fig. XVII-3. Pérdida y recuperación gradual de la variación genética en una población fundadora. Los fundadores (*B*) constituyen sólo una fracción de la variación genética de la población parental (*A*) y los ulteriores genes se perderán durante la revolución genética consiguiente (*B* a *C*). La variación se recupera naturalmente (*D*) si la población encuentra un nicho utilizable, hasta que se alcanza un nuevo nivel (*E*). (Según Mayr, 1954a.)

Las poblaciones que consiguen sobrevivir de la revolución genética, probablemente una minoría muy escasa, entrarán en un estado nuevo que se caracteriza por la acumulación renovada de la variabilidad genética y por la adquisición de nuevos sistemas equilibrados habitualmente muy distintos. Los recientes estudios citogenéticos han mostrado que la cantidad de polimorfismo cromosómico con que una población puede enfrentarse suele estar gravemente limitado (Wallace, 1954a; Lewontin y White, 1960), pero hay algunas especies como *Drosophila willistoni*, en las que un solo individuo puede ser heterocigote para más de una docena de inversiones. Una ordenación de genes próspera, que funcione como supergene, con frecuencia interfiere, por una serie de razones, con la introducción de nuevas ordenaciones de genes. El estado temporal de monomorfismo cromosómico durante la revolución genética favorece el establecimiento de nuevos polimorfismos cromosómicos. En *Drosophila pseudoobscura*, donde normalmente sólo el tercer cromosoma es heterocigótico para ordenaciones de genes, el polimorfismo para el cromosoma segundo únicamente aparece en poblaciones que son homocigóticas para el cromosoma tercero (Terzaghi y Knapp, 1960).

Una comparación del polimorfismo cromosómico de especies íntimamente emparentadas es sumamente reveladora. Un total de 144 inversiones se han encontrado en 46 especies estudiadas del grupo *Drosophila repleta*. Aunque 45 de las 144 ordenaciones eran polimorfas dentro de una u otra especie, sólo tres ordenaciones eran polimorfas simultáneamente en dos especies (Wasserman, 1960, 1962). En el grupo *virilis*, análogamente, de 92 inversiones sólo dos eran simultáneamente polimorfas en dos especies (Stone y col., 1960; Stone, 1962). Sucede como si la especiación estuviera asociada normalmente con un cambio del sistema de polimorfismo. Donde poblaciones o especies íntimamente emparentadas difieren más intensamente en reordenaciones cromosómicas, en particular en las que implican translocaciones e inversiones pericéntricas, resulta aún más evidente la necesidad de pasar por la fase heterocigótica rápidamente. Tales heterocigotes con frecuencia son de una adaptación reducida debido a varias dificultades durante la meiosis. Sin embargo, existen numerosos mecanismos (Smith, 1960) que reducen los efectos perjudiciales de la translocación heterocigótica. La translocación que ha llevado de la raza oriental de 15 cromosomas del saltamontes *Moraba scurra* a la raza occidental de 17 cromosomas, sólo ha podido verificarse con éxito en una población pequeña aislada periféricamente. "De este modo una colonia que contenía una mayoría de homocigotes de disociación [*A*,*B*] pudo haber surgido rápidamente y haber persistido sin ser barrida por la inmigración de homocigotes fusionados *AB* procedentes de todos lados" (Whie y Chinnick, 1957). Las dos razas cromosómicas ahora se reemplazan con amplitud geográficamente sin haber formado poblaciones heterocigóticas. En otros casos, se ha mostrado que las diferencias cromosómicas que en un principio se atribuían a translocación pueden haberse originado de un modo distinto. White (1961), por ejemplo, da tal interpretación (homocigosidad para terminaciones cromosómicas reduplicadas) para las diferencias entre la lagartija acuática italiana *(Triturus cristatus carnifex)* y su pariente del norte de Europa *T. c. cristatus*. Cualquiera que sea la interpretación citológica, tales novedades cromosómicas se incorporan tal vez con máxima facilidad en pequeñas poblaciones fundadoras (Spurway y Callan, 1960).

El estudio de la variación cromosómica dentro de especies y entre especies ha alcanzado tal nivel de precisión en años recientes que a veces permite reconstruir la serie de acontecimientos cromosómicos que acompañan la especiación. Los estudios de Stone (1955) y Stone y col. (1960) del grupo de *Drosophila virilis,* los de Wasserman (1960, 1962) del grupo *D. repleta* y los de Manna y Smith (1959) de los coleópteros del grupo *Pissodes stigma* constituyen ejemplos de tales análisis. En condiciones óptimas es posible determinar, no sólo la naturaleza de las diferencias, sino también la sucesión filogenética en que se han producido. He de remitirme a las comunicaciones citadas así como a White (1957a,b, 1959) y a Smith (1960) para un tratamiento detallado de muchos fascinantes problemas de la especiación cromosómica. Estas comunicaciones recientes contienen referencias bibliográficas de las comunicaciones clásicas de Sturtevant y Dobzhansky que fueron los primeros que desarrollaron estos métodos.

Lo acusado del borde en las situaciones tanto intra como interespecíficas demuestra, en todo caso, que durante una revolución genética muy transitoria se adquiere un nuevo sistema equilibrado. Uso el término "revolución genética" conscientemente, porque la reconstitución genética fue en todos estos casos demasiado brusca para ser descrita en términos de un cambio de frecuencias de genes. Con seguridad también se produjo un cambio de frecuencias de genes, pero asociado con una sustitución suficientemente drástica de "supergenes" que se tradujo en la adquisición de un nuevo epigenotipo.

Especiación y ámbitos continuos

A fin de demostrar la importancia del aislamiento espacial, hemos tomado la situación extrema de una población fundadora completamente aislada como modelo sobre el que basar el estudio precedente. En realidad este extremo puede no estar muy lejos de la verdad en la mayoría de los casos de especiación. "Las poblaciones periféricas no son notoriamente distintas si forman parte de una serie continua de poblaciones. Sólo las poblaciones periféricamente aisladas muestran una desviación acusada del 'tipo' de la especie" (Mayr, 1954a). Stone y col. (1960) han llegado a la misma conclusión en *Drosophila. Drosophila robusta,* que carece de ínsulas geográficas, no se especia. El grupo *D. repleta* con sus numerosas ínsulas en el sudoeste de EE. UU. es el grupo de especies que se especia con más actividad de todos los hasta ahora conocidos del género Drosophila.

Sin embargo, no todas las ínsulas están establecidas por fundadores. A veces surgen por la contracción de una especie de ámbito antes continuo en bolsas aisladas. La mutación, la recombinación y la selección serán desde entonces distintas e independientes en las dos áreas y resulta inevitable una divergencia genética creciente. De hecho, si las poblaciones separadas se mantienen grandes todo el tiempo, no pasarán por una revolución genética y continuarán compartiendo los mismos sistemas equilibrados, el mismo epigenotipo. La selección normalizadora tenderá a eliminar las mismas desviaciones en los dos acervos hijos, de genes que, aunque ahora con independencia, continuarán actuando como si fueran partes de un solo sistema cohesivo. Nadie sabe cuánto tiempo puede mantenerse tal "cohesión paralela". El caso de los sicómoros americano y asiático *(Platanus)* que no han conseguido adquirir aislamiento reproductivo al cabo de

millones de años de separación (Stebbins, 1950), permite suponer un largo período.

A lo largo de todo el libro he destacado el tremendo efecto cohesivo del flujo de genes. Sin embargo, cuando se intenta calcular el tiempo empleado por los genes para atravesar el ámbito de una especie extendida de un extremo al otro, se llega a cifras verdaderamente astronómicas. Así sucede, en particular, en las especies ápteras y en todo organismo con pocas facilidades de dispersión (White, 1959a). Sin intentar despreciar la importancia del flujo de genes, adelanto la tesis de que la cohesión de la especie se debe también al hecho de que todas sus poblaciones que no experimentan una revolución genética comparten los mismos sistemas homeostáticos y que estos sistemas dan gran estabilidad.

Hemos recogido en el Capítulo XVI numerosos casos de poblaciones distintas de una especie que han avanzado más o menos a lo largo de la ruta del aislamiento en la reproducción. Estas observaciones podría parecer que contradicen las implicaciones de lo considerado antes, como también parecen hacerlo los cálculos de Wright (1943a) sobre el aislamiento por la distancia. Sin embargo, Wright se ocupa exclusivamente de frecuencias de genes y no de las propiedades cohesivas de complejos de genes integrados. Y, en lo que respecta al aislamiento parcial en la reproducción de poblaciones coespecíficas, debemos admitir que, en la mayoría de los casos, sabemos muy poco de la continuidad efectiva de las poblaciones. Lo que nos muestra un mapa de distribución más o menos esquemático como ámbito continuo, puede muy bien ser el resultado de la colonización por una serie de poblaciones fundadoras, como en el caso de *Triturus cristatus carnifex* o de la raza occidental de *Moraba scurra*. El ámbito de *Larus argentatus* Fig. XVI-7, caso bien conocido de superposición circular, ciertamente consiste en una serie de colonias aisladas.

La especiación por mera distancia parece estar mucho peor establecida ahora que hace 10 ó 20 años. Sin embargo, se verifica en organismos bastante sedentarios en los que cada población local está parcialmente separada por barreras de otras poblaciones vecinas. Incluso una barrera bastante menor y temporal puede determinar una revolución genética.

La genética de las diferencias de especies

Los recientes estudios sobre la integración de complejos de genes específicos de especie han cambiado considerablemente nuestras ideas sobre la naturaleza de las diferencias entre especies. Después de haberse refutado las pretensiones de los primeros mendelianos de que una o unas pocas mutaciones "hacen" una especie tenemos que pensar en que la diferencia genética entre especies es una cuestión de cantidad: si se apilan bastantes sustituciones de genes se producirá eventualmente una especie diferente.

Los primeros autores hablan de docenas o centenares de diferencias de genes entre especies, pero cuando se comprueba que incluso los individuos dentro de una sola población (incluyendo la especie humana) pueden diferir en centenares de genes se comienza a hablar de números mayores. Haldane (1957) dijo recientemente, "las genuinas especies, incluso las íntimamente emparentadas, pueden diferir en varios miles de loci", y este orden de magnitud probablemente lo suscribirían los investigadores más informados. De hecho tales cifras nos dicen relativamente poco. En realidad, hay pruebas crecientes de que carece de sentido abordar el problema sin más que contar números de diferencias de genes.

Durante un tiempo se pensó que el análisis genético de híbridos de especies podría permitir el análisis de las diferencias entre especies. Este estudio, en efecto, proporcionó datos valiosos (véase Hertwig, 1936, resumen de la literatura antigua). Entre los estudios más recientes de híbridos animales podría mencionarse los trabajos de Shull (1949) sobre coleópteros coccinélidos, Gordon y Rosen (1951) sobre peces xifoforinos, Steiner (1952, 1958) sobre los pinzones tejedores, Spurway (1953) sobre las lagartijas acuáticas, de Clarke y Sheppard (1955) sobre las mariposas del grupo *Papilio machaon* y de Sadoglu (1957) sobre peces cavernícolas. Los resultados de estos estudios concuerdan casi totalmente entre sí. Contadas diferencias entre especies parecen gobernadas por genes singulares o por pocos genes con grandes efectos fenotípicos. Donde diferencias de genes singulares distinguen especies, los mismos genes pueden ser polimorfos en especies relacionadas, como el color de ala negro versus el amarillo en *Papilio*. Sin embargo, las diferencias de especies en su mayor parte parecen reguladas por un gran número de factores genéticos con pequeños defectos individuales. La base genética de los mecanismos de aislamiento, en particular, parece consistir en gran parte en tales genes. Así, pues, los resultados de estos análisis de híbridos concuerdan en lo sustancial con los obtenidos de un análisis de diferencias de población dentro de la especie.

Los genes de grupo sanguíneo (antígenos celulares), con sus reacciones cruzadas sumamente específicas, permiten hacer una comparación genética entre especies próximas y especies alejadas. Un análisis de tales genes en el género de tórtolas *Streptopelia* muestra que incluso las especies más íntimamente emparentadas difieren en docenas de tales genes y que el número de diferencias aumenta a medida que se aleja el parentesco (Irwin, 1953, 1955). Sin embargo incluso parientes bastantes distantes a veces retienen un grado sorprendente de similaridad en sus antígenos.

Cada acervo de genes aislado es un sistema biológico diferente, y la organización que es el resultado de la coadaptación de los genes puede añadir una nueva dimensión a las diferencias que no pueden considerarse como la suma aritmética de las diferencias individuales de los genes. Es

fácil imaginar dos poblaciones coespecíficas que compartan los mismos mecanismos de aislamiento específicos de especie y estructuras cromosómicas esenciales, y que sin embargo difieran entre sí por más sustituciones individuales de genes que algunas especies verdaderas. Es evidente que un modo de abordar el problema puramente cuantitativo puede conducir a error. Ni la diferencia entre especies puede expresarse en términos de las briznas genéticas de información, los pares nucleótidos del ácido desoxirribonucleico. Esto sería tan absurdo como intentar explicar la diferencia entre la *Biblia* y la *Divina Comedia* del Dante en términos de la diferencia en la frecuencia de las letras del alfabeto usado en las dos obras. El nivel de integración significativo está muy por encima del nivel del código básico de información, los pares de nucleótidos.

¿Qué es, pues, lo que hace a una especie diferente de una variante intraespecífica? Creo que Harland tenía un cabo de conocimiento en la mente cuando dijo hace muchos años que la especie se caracteriza por sus modificadores. Actualmente utilizaríamos tal vez una terminología ligeramente distinta de la usada por Harland. Pudiéramos decir que se trata del sistema total de interacciones de desarrollo, la totalidad de los mecanismos de retrorregulación y de canalizaciones, lo que hace una especie. Dos individuos de *Drosophila melanogaster* que difieren en cinco mutaciones notorias que afectan al color del ojo, a la pigmentación, a la forma del ala, a la estructura de las cerdas y a la formación de los balancines pueden resultar notoriamente distintas entre sí; y, sin embargo, siguen compartiendo sus "modificadores" y su sistema de desarrollo total sigue siendo, pues, de *Drosophila melanogaster.* Dos individuos de tipo salvaje de *D. melanogaster* y *D. simulans* que apenas difieran a la vista pueden, sin embargo, diferir entre sí por centenares, si no millares de genes y poseer sistemas de desarrollo totalmente distintos. El punto importante es que las diferentes especies son sistemas diferentes de interacción de genes o sistemas epigenéticos diferentes.

Consecuencias morfológicas. El hecho de que la reconstitución genética de poblaciones aisladas sea, con frecuencia, bastante brusca y afecte sistemas homeostáticos principales está confirmado por los estudios sobre los caracteres morfológicos y fisiológicos. Ínsulas periféricas, por cerca que esté el ámbito principal de la especie, casi siempre son notoriamente diferentes, en contraste con la uniformidad esencial del ámbito contiguo de la especie. Esto se aprecia bien en *Tanysiptera galathea* (Mayr, 1954a), en *Dicrurus hottentottus* (Vaurie, 1949) y en otras especies citadas en el Capítulo XIII. En la mariposa *Maniola jurtina,* las poblaciones sobre las islas pequeñas del archipiélago Scilly difieren entre sí y de las poblaciones bastante uniformes de las tres islas grandes (Dowdeswell, Ford y McWhirter, 1957). Las poblaciones de *Drosophila willistoni* de las islas de las Antillas están muy empobrecidas en lo que respecta a la diversidad de las ordenaciones de genes, y las diversas islas difieren considerablemente entre sí (Dobzhansky, 1957b). La rapidez con que se verifican cambios morfológicos en las ínsulas periféricas confirma nuestra conclusión de que la reconstitución genética permite o induce desplazamientos en la homeostasis de desarrollo que existía previamente.

El grado de distinción morfológica adquirida durante el período de aislamiento no proporciona una medida exacta del grado de diferencia genética ni, más específicamente, del grado de aislamiento en la reproducción. Esto es igualmente cierto, donde, como en los caracoles del género *Cerion* (Mayr y Rosen, 1956), un alto grado de diferencia morfológica está asociado con falta de aislamiento en la reproducción, o donde sucede lo contrario, como en las especies gemelas (Capítulo III).

Consecuencias ecológicas. El medio marginal de la ínsula geográfica y las propiedades desfavorables del nicho "normal" de la especie en estas condiciones marginales refuerza a veces la revolución genética. A su vez, los cambios genéticos pueden afectar profundamente las preferencias ecológicas y las adaptaciones de una población.

El medio de la ínsula periférica es casi siempre bastante diferente del medio óptimo de la especie en el centro de su ámbito. El medio biótico, en particular, suele estar algo desequilibrado en las localidades aisladas. La nueva ínsula estará pues expuesta a una presión de selección notablemente alterada. El ambiente físico puede no ser muy distinto en la ínsula periférica y en las áreas periféricas próximas de la especie. Pero la respuesta de la población aislada a esta presión de selección será totalmente distinta de la de una población que forme parte de un conjunto contiguo de poblaciones mantenidas unas por flujo de genes y por todos los dispositivos cohesivos estudiados en el Capítulo X. Una población que forme parte de un continuo de poblaciones se ve forzada a un compromiso entre el adaptarse a condiciones locales y permanecer coadaptada al acervo de genes de la especie en su conjunto. Cuanto más distante esté una población del centro óptimo del ámbito de la especie, menos apropiada es su dotación genética para contender con el nicho específico de la especie. El borde de la especie representa el empate entre los esfuerzos de la adaptación ecotípica local, por una parte, y la coadaptación con el acervo de genes de la especie como un todo. En contraste, la población aislada puede responder a sus necesidades adaptativas locales sin tener que buscar un compromiso con las soluciones encontradas por otras poblaciones.

La única respuesta posible en muchos casos es un desplazamiento hacia un nuevo nicho. Tal desplazamiento se ve muy facilitado por una revolución genética y las propiedades especiales de las poblaciones aisladas. En particular, la labilidad genética de tales poblaciones y las acusadas fluctuaciones de población (en ausencia de fuertes factores dependientes de la densidad) facilitan tales desplazamientos. En ninguna otra situación de

la evolución existe mayor oportunidad para desplazamientos adaptativos o novedades evolutivas (Mayr, 1954a).

Lo anterior no es mera hipótesis ya que está documentado por numerosos desplazamientos ecológicos observados de hecho en poblaciones periféricamente aisladas (Capítulo XI, XIII y XIX). De hecho, casi todas las poblaciones aberrantes de especies están periféricamente aisladas. Los desplazamientos ecológicos en los archipiélagos oceánicos ilustran espectacularmente el fenómeno (véase por ejemplo, Amadon, 1947; Zimmerman, 1948).

Requisitos para que prospere la especiación

Cada especie es un sistema genético independiente que tiene las propiedades de estar aislado en la reproducción y de ser compatible ecológicamente con otras especies simpátridas. La especiación significa la adquisición de estas propiedades. Esto se producirá casi instantáneamente, como en el caso de poliploidia, o gradualmente, en el caso de la especiación geográfica. El proceso por el que se adquieren el aislamiento en la reproducción y la compatibilidad ecológica merece por su importancia que lo analicemos con detalle.

El término aislamiento se ha aplicado en biología evolutiva a dos tipos de fenómenos muy diferentes (Mayr, 1959a). Incluso algunos autores recientes han confundido estos dos fenómenos, lo que les ha llevado a enunciar teorías erróneas de la especiación. Los dos fenómenos son el aislamiento geográfico y el aislamiento en la reproducción (Capítulo V). El *aislamiento geográfico* se refiere a la división de un solo acervo de genes en dos, por factores exclusivamente extrínsecos. Es un fenómero reversible que en sí mismo carece de efecto sobre los dos acervos de genes separados. Lo que hace es garantizar su desarrollo independiente y permitir la acumulación de diferencias genéticas. El *aislamiento en la reproducción* se refiere a dispositivos protectores de un acervo de genes armoniosamente coadaptado frente a la destrucción por genotipos de otros acervos de genes. Estos dispositivos protectores se conocen como mecanismos de aislamiento. La especiación se caracteriza por la adquisición de estos dispositivos.

Compatibilidad ecológica. Una especie incipiente a fin de completar el proceso de especiación, debe adquirir suficientes diferencias en la utilización del nicho para que pueda vivir simpátridamente con especies hermanas sin concurrencia fatal (véase Capítulo IV). Tales diferencias surgen durante los desplazamientos ecológicos en la ínsula. Cuanto más tiempo permanezcan aisladas las poblaciones y más intensa sea la revolución genética, mayor probabilidad existirá de que se produzcan diferencias ecológicas. La compatibilidad ecológica ("exclusión") necesita únicamente

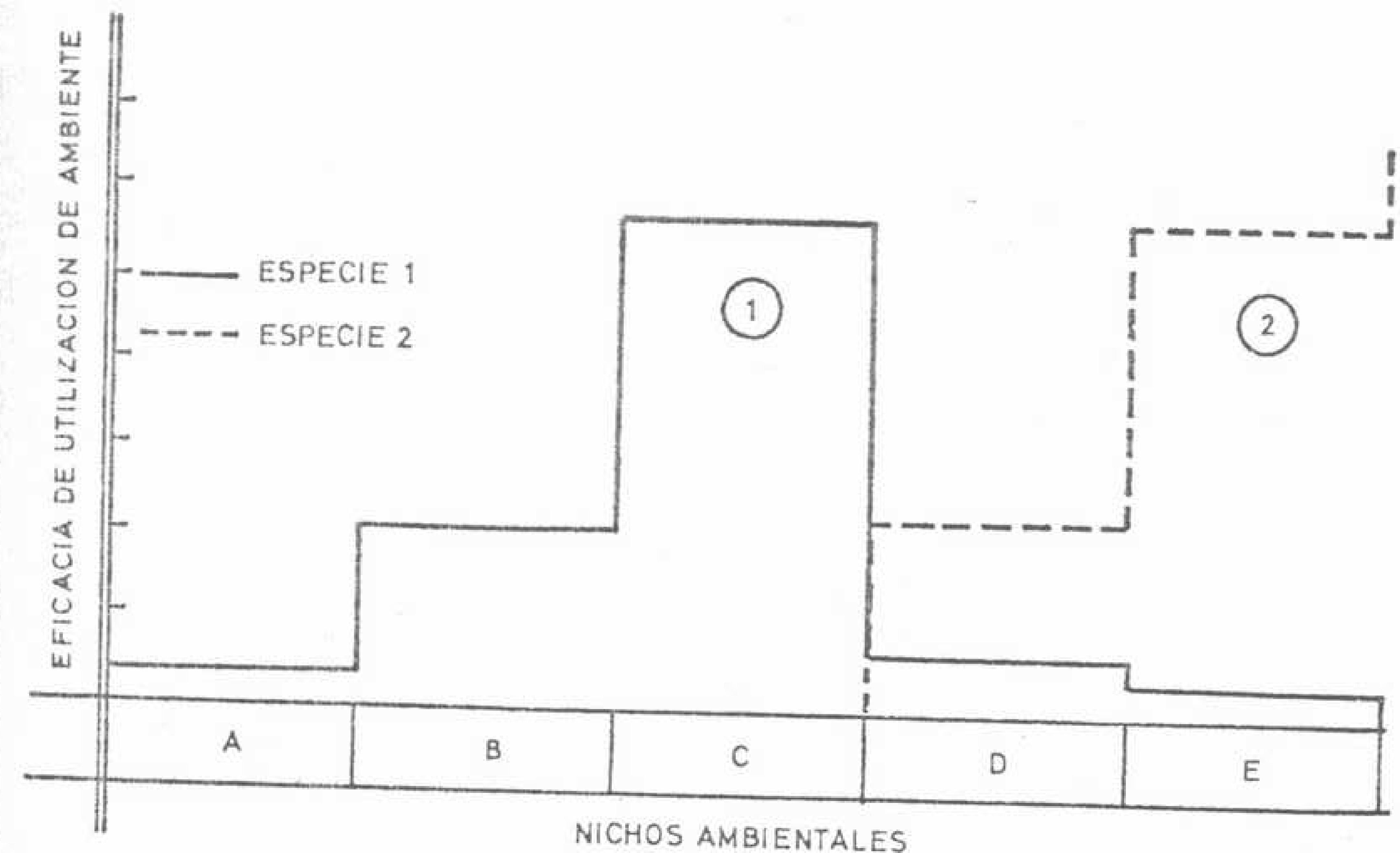


FIG. XVII-4. Utilización del nicho por dos especies diferentes. La especie 1) encuentra condiciones óptimas en el nicho ambiental *C;* utiliza el nicho *B* sin eficacia y los nichos *A*, *D* y *E* de modo muy pobre. La especie 2) no puede utilizar los nichos *A*, *B* ni *C* en absoluto, pero encuentra condiciones óptimas en los nichos *E* y *F*. La ausencia de concurrencia en el nicho *A* invita a la evolución de una especie adaptada para este nicho. (Según Mayr, 1949a.)

iniciarse durante el aislamiento geográfico. Aunque las diferencias ecológicas sean sólo ligeras cuando las especies comienzan a superponerse, la selección puede proseguir hasta ahondarlas. Tal selección será enérgicamente centrífuga (Fig. XVII-4), dado que estará dirigida contra los individuos de la zona de superposición ecológica. La realidad de tal selección se ha confirmado tanto por la observación (Capítulo IV) como por la experimentación. Cuando *Drosophila melanogaster* y *D. simulans* se juntan en un mismo cultivo a 25°, *D. melanogaster* siempre elimina, antes o después, a la especie concurrente. Si, después de 10 ó 15 generaciones de concurrencia, algunas de las moscas experimentales *simulans* se sitúan en concurrencia con un nuevo lote no seleccionado de *D. melanogaster*, demuestran haberse perfeccionado mucho como concurrentes (Moore, 1952a, b). Esto indica que en la población experimental *D. simulans* se habían acumulado genes que exaltan su estado como competidores. La labor de Pittendrigh (1950) sobre la divergencia ecológica de dos especies de *Anopheles* en una zona de superposición en Trinidad constituye un ejemplo excelente de tal exclusión. Las diferencias de tolerancia ecológica y de preferencia de habitat de la especie es de suponer que tengan una base poligénica.

El origen de los mecanismos de aislamiento

El paso más indispensable en la especiación es la adquisición de mecanismos de aislamiento. Los mecanismos de aislamiento carecen de valor selectivo como tales hasta no poseer la suficiente eficacia e impedir la destrucción de complejos de genes. Son mecanismos *ad hoc*. Por ello es algo difícil comprender cómo mecanismos de aislamiento puedan evolucionar en poblaciones aisladas. Este problema ha sido objeto de mucha discusión en los últimos años y sólo con lentitud nos vamos acercando a puntos de acuerdo.

Hay en lo esencial dos teorías sobre el origen de los mecanismos de aislamiento. Según una, propuesta inicialmente por A. R. Wallace (Mayr, 1959a), ulteriormente defendida por Weismann (1902) y Fisher (1930) y elaborada por Sturtevant (1938) y Dobzhansky (1940), la selección natural es la responsable del establecimiento de barreras de aislamiento. Esta hipótesis se basa en la observación de que híbridos entre dos especies suelen estar peor adaptados. Se arguye por ello que los individuos con mecanismos de aislamiento ineficaces serán susceptibles de dar híbridos en las zonas de contacto entre la especie parental y la nueva especie incipiente. Estos genotipos se eliminarán de ambas poblaciones a consecuencia de la selección en contra de los híbridos que producen. Tal selección tenderá a separar genotipos con mecanismos de aislamiento mejor desarrollados. Se postula que este proceso a su debido tiempo conducirá a mejorar y perfeccionar finalmente los mecanismos de aislamiento.

Los casos en que el aislamiento reproductivo entre especies simpátridas es mayor que entre especies alopátridas suelen citarse en favor de la teoría del origen simpátrida de los mecanismos de aislamiento. Dobzhansky y Koller (1938) observan que el aislamiento reproductivo de *Drosophila miranda* es mayor respecto a las poblaciones de las dos especies emparentadas con ella *D. persimilis* y *D pseudoobscura* que se dan en la zona de superposición con *miranda* que respecto a poblaciones que proceden de fuera del ámbito de *miranda*. King (1947) observa que entre tres especies muy estrechamente emparentadas de *Drosophila* las dos especies que se producen simpátridamente en Brasil *D. guaru* y *D. guarani* están completamente aisladas en la reproducción. Sin embargo ambas especies se cruzan en el laboratorio bastante libremente con una tercera especie alopátrida *D. subbadia* que se conoce solamente en Méjico.

Se encuentran más pruebas en la conducta y en la literatura sistemática sobre otros tipos de animales. Varios autores han presentado pruebas de que dos especies pueden diferir más en color o en las notas de canto en las áreas simpátridas que en las alopátridas (Sibley, 1957; Marler, 1957; Blair, 1955, 1958a, y Mecham, 1961). Tal vez la prueba mejor defendida del reforzamiento de los mecanismos de aislamiento sea la reciente superposición en Rusia occidental entre los dos herrerillos *Parus caeruleus* y *Parus cyanus* que, cuando se verificó por primera vez (1870-1900) condujo a la frecuente producción de híbridos (*"Parus pleskei"*). Después de 50 años de superposición la hibridación ha disminuido mucho (Vaurie, 1957). Análogamente, Hubbs y Delco (1960) encuentran una mayor discriminación de pareja entre especies de *Gambusia* que previamente fueron simpátridas que entre especies alopátridas.

Los partidarios de la teoría del origen simpátrida de los mecanismos de aislamiento no mantienen que todos los mecanismos de aislamiento se perfeccionen por hibridación, sin embargo parecen suponer que suceda con frecuencia. Este punto de vista se ha discutido basándose en objeciones expuestas eficazmente por Moore (1957). Tal vez el argumento más convincente contra el poder de la selección natural sea el proporcionado por las antiguas "zonas" híbridas (Capítulo XIII). Han existido, en muchos casos, durante miles de años y la estrechez de las zonas demuestra que los híbridos se seleccionan en contra. Sin embargo, no hay ninguna señal de que ello haya conducido a un reforzamiento del aislamiento en ninguno de los casos. La hipótesis de que los mecanismos de aislamiento se originen o perfeccionen marcadamente por selección natural no ha sido capaz de resolver las dificultades planteadas por la introgresión. Si los híbridos no son estériles, algunos de ellos se recruzarán con la especie parental, proceso que debería debilitar el aislamiento más bien que reforzarlo.

Otro argumento procede de comparar la fuerza de los mecanismos de aislamiento dentro de zonas de superposición y fuera de estas zonas. Los factores genéticos responsables del aislamiento en la reproducción deberían, según esta teoría, restringirse a zonas de superposición entre las especies relacionadas, ya que carecería de ventaja selectiva que estos mecanismos *ad hoc* se difundieran más allá de la región donde están favorecidos por selección (Moore, 1957). Sin embargo, no hay ninguna prueba de que los mecanismos de aislamiento estén confinados así geográficamente. La lista de los casos antes citados en los que el aislamiento en la reproducción de poblaciones simpátridas de dos especies es más enérgico que entre poblaciones alopátridas puede muy bien deberse a un desmuestre predispuesto. Si los mecanismos de aislamiento son un subproducto de divergencia genética y si, como se ha establecido bien, diferentes poblaciones de una especie difieren en el nivel de aislamiento adquirido, cabe esperar que, en una comparación de pares de especies estrechamente relacionadas, pueda encontrarse un mayor grado de aislamiento reproductivo en unos casos entre poblaciones simpátridas y en otros casos entre poblaciones alopátridas. Esto, es exactamente, lo que Patterson y Stone (1952) han observado. Lo más frecuente es que no existan diferencias entre poblaciones simpátridas y alopátridas de dos especies en cuanto al grado de aislamiento reproductivo. Así lo han confirmado Hubbs y Strawn (1957) en un

número considerable de cruzamientos entre especies de peces de la subfamilia Etheostominae, y por Minamori (1955) para las especies gemelas de peces del grupo *Cobitis taenia.* El hecho de que la selección no se produce necesariamente para perfeccionar mecanismos de aislamiento se demuestra por los numerosos casos en que mecanismos de aislamiento que funcionan eficazmente han evolucionado en aislamiento geográfico sin ninguna posibilidad de su perfeccionamiento por selección subsiguiente.

Patterson y Stone (1952) citan varios casos en *Drosophila* en los que el grado de aislamiento en la reproducción no podría deberse a selección:

> En ensayos con *D. americana* y *texana, virilis* procedente de Hanchow, China se cruzó fácilmente, mientras que *virilis* procedente de Victoria, Texas, se cruzó poco; pero *virilis* procedente de Galveston, Texas, se cruzó tan fácilmente como el tronco procedente de Hanchow. *Drosophila littoralis* procedente de Europa está mucho más aislada del complejo *americana, texana, novamexicana* que lo está *montana* y sus semejantes, aunque ambos se cruzan casi lo mismo con *virilis*...
>
> Un nuevo caso nos ofrece un hermoso ejemplo de la acumulación de aislamiento a distancia (Wright, 1943a) en el grupo *funebris*. En este grupo *macrospina* y *ohioensis* son fases de color sin aislamiento serio. *Drosophila macrospina* está parcialmente aislada de las estirpes orientales de *limpiensis,* que es muy concebible que se cruce circunstancialmente; está mucho más efectivamente aislada de las estirpes occidentales de *limpiensis* (que se cruza libremente con las estirpes orientales) y es probablemente incapaz de intercambiar genes con *subfunebris* ni, incluso, con *trispina* de California, excepto tal vez por mediación de *limpiensis*. El clino de aislamiento aumenta con la distancia en este caso y concuerda con el grado esperado de diferenciación correlacionado con la restricción del flujo de genes por la distancia.

Estos hechos se toman en cuenta en una teoría alternativa del origen de los mecanismos de aislamiento, según la cual surgen como subproducto incidental de divergencia genética en poblaciones aisladas (Muller, 1940). Ésta fue la tesis de Darwin (véase Mayr, 1959a) que no pudo ver cómo la selección natural pudiera producir una esterilidad interespecífica. Poulton (1908) análogamente defendió la tesis del origen de mecanismos de aislamiento como subproducto de divergencia genética. Patterson y Stone (1952) coinciden en "que los factores que favorecen el aislamiento sexual hacia otra especie se fijan en las poblaciones incidentalmente, más bien que resultar de una presión de selección en una zona de contacto".

Esta hipótesis está apoyada por tres series más de observaciones. En primer lugar, hay muchas pruebas de la variación geográfica de los mecanismos de aislamiento (Capítulo XVI) incluyendo la esterilidad incipiente y el aislamiento etológico. Los comienzos de tal aislamiento se han observado incluso en cultivos separados de troncos de laboratorio, por ejemplo en *Drosophila* (Bösiger, 1957; Hoenigsberg y Santibáñez, 1960). En segundo lugar, considerando el carácter sumamente compuesto y poligénico de los mecanismos de aislamiento (Capítulo V) parece improbable que no se afecten por la reconstitución genética. En tercer lugar, muchos mecanismos de aislamiento poseen componentes ecológicos. Los desplazamientos ecológicos en especies incipientes propenden a ejercer un efecto sobre sus mecanismos de aislamiento. La tesis del origen de aislamiento en la reproducción como subproducto de la reconstitución genética total de la población que se hace especie nueva concuerda con todos los hechos conocidos.

Sin embargo, la selección natural debe desempeñar un papel en el perfeccionamiento de algunos de los mecanismos de aislamiento solamente cuando concierne a mecanismos de aislamiento secundarios. Lo primario y básico debe ser la plena eficacia cuando se establece por primera vez el contacto.

Gran parte del conflicto aparente entre las teorías opuestas desaparece si se subdivide la gran categoría "mecanismos de aislamiento". Es completamente evidente que un mecanismo de aislamiento, o varios, deben adquirirse en aislamiento geográfico antes de que se establezca contacto. En la mayoría de los casos es el de esterilidad cruzada. Cuando tales especies con cruzamientos estériles se ponen por primera vez en contacto poco importa que se produzcan o no híbridos (¡estériles!) por ser incompletos los otros mecanismos de aislamiento, en particular los etológicos. Tales híbridos, por ser estériles, no pueden reproducirse y no hay peligro de que se rompa la barrera entre las especies. Sin embargo, existirá una fuerte selección en favor de los mecanismos de aislamiento adicionales para impedir esta dilapidación de gametos. Blair (1955, 1958a), Sibley (1957), Volpe 1960), y Hubbs (1960), entre otros, han descrito casos en que opera tal selección. La teoría de la selección, pues, es válida en lo que respecta al reforzamiento de mecanismos de aislamiento secundarios. El hecho de que el aislamiento en la reproducción entre dos especies pueda reforzarse por selección artificial (separación de todos los híbridos F_1) se ha mostrado por Koopman (1950) en *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis.*

La esterilidad no es siempre el primer mecanismo de aislamiento que ha de perfeccionarse. En muchas familias de aves, por ejemplo la de los patos (Anatidae), las especies simpátridas pueden ser perfectamente fecundas entre sí y, sin embargo, no producir híbridos en la naturaleza por la perfección de las barreras etológicas. Se producen híbridos circunstanciales, pero en un número tan bajo que la eliminación de los genes introgresivos no es lo suficientemente difícil para que amenace las especies parentales. La mayoría de los híbridos están excluidos, en todo caso, de la reproducción ulterior por la incompatibilidad de conducta. Tal "esterilidad de conducta" de los híbridos ha sido observada también en *Drosophila* (Ehrman, 1960b). El tipo de mecanismo aislamiento que primero se perfecciona puede depender del grupo de organismos de que se trate. En la mayoría de los grupos parece ser la barrera de esterilidad; en las aves puede ser la barrera de conducta.

Perdeck (1957) muestra que en el aislamiento en la reproducción entre *Chortippus brunneus* y *C. biguttulus*, las dos especies gemelas de saltamontes se mantienen exclusivamente por la diferencia del canto. No puede descubrirse ningún otro mecanismo de aislamiento. La fecundidad de los híbridos parece ser la misma que la de los cruzamiento intraespecíficos, y lo mismo sucede con los recruzamientos híbridos (aunque el material sea limitado). La única desventaja de los machos híbridos es que están seleccionados en contra por las hembras. El funcionamiento de este mecanismo etológico de aislamiento puede haber sido virtualmente perfecto antes de haberse establecido un contacto, debido a que los híbridos, viables de modo esencialmente completo, habrían constituido un canal de flujo de genes entre las dos especies, si el hecho se hubiera producido con frecuencia. Se han descrito otros casos de anfibios e insectos en que también la vocalización del macho parece constituir la barrera de aislamiento primaria y más importante.

Recientemente se han hecho varias tentativas para seleccionar mecanismos de aislamiento en poblaciones artificiales. Se cultivan juntas dos estirpes de *Drosophila melanogaster*, cada una de las cuales es homocigótica para un gene recesivo fácilmente visible (por ejemplo, *straw* y *sepia*). Todos los cruzamientos interestirpes producen heterocigotes que se reconocen fácilmente por poseer el fenotipo de tipo salvaje. Los híbridos se separan por el experimentador en todas las generaciones, como si fueran totalmente inviables, lo que crea una presión de selección enérgica en favor del aislamiento sexual de las estirpes entre sí. Después de 73 generaciones, Wallace (1954a) encontró un aislamiento considerable para uno de los dos tipos de hembras y ninguno para la otra (Tabla XVII-1). Knight, Robertson y Waddington (1956) obtuvieron resultados análogos. La lentitud y el carácter incompleto que adquiere el aislamiento, a pesar de la gravedad de la presión de selección, brinda una nueva prueba de la base sumamente poligénica de la mayoría de los mecanismos de aislamiento perfeccionados. Sin embargo puede acelerar el proceso la espectacular reconstitución del acervo de genes durante una revolución genética.

Se ha hecho una tentativa en estos experimentos de agrupar los genes aisladores alrededor de genes marcadores de diagnóstico. Thoday y Gibson (1962) eligieron otro modo de abordar el problema al parecer más fructífero. Seleccionaron dos caracteres complejos poligénicos (número de cerditas bajo y alto) y encontraron (al cabo de una serie de generaciones) una cantidad considerable de aislamiento en la reproducción entre los dos fenotipos extremos. Evidentemente, la selección favorece simultáneamente genes que se traducen en apareamiento homogámico.

El cuadro que surge de nuestro estudio de la especiación gradual es que una población aislada adquiere, durante su aislamiento, los mecanismos de aislamiento primarios que garantizan su integridad después de es-

TABLA XVII-1. *Preferencia sexual de hembras* Drosophila melanogaster *en experimentos de selección múltiple después de 73 generaciones de selección para el aislamiento sexual* (según Wallace, 1954a)

Tipo de hembra	*Tipo de fecundación*		
	Homogámica (por ciento)	*Heterogámica (por ciento)*	*Número*
Straw	48,8	51,2	215
Sepia	90,3	9,7	237

tablecer contacto con una especie hermana o parental. También adquiere una cantidad mínima de la "propiedad adaptativa" que permite que las dos especies sean ecológicamente compatibles. La presión de selección, después del establecimiento de la simpatría, contribuirá a perfeccionar los mecanismos de aislamiento hasta un grado tal que no se produzca más dilapidación de gametos (al menos de gametos femeninos) y que, a la vez, se perfeccione constantemente la exclusión ecológica. La diferencia total (*SpD*) entre las dos especies podrá expresarse en una ecuación (Mayr, 1951a) que modifica la propuesta originalmente por Pittendrigh (1950):

$$SpD = In + Ip + Is + An + Ap + As.$$

En esta fórmula *I* expresa los mecanismos de aislamiento y A las propiedades adaptativas (en particular las que reducen la concurrencia); *n* significa propiedades neutras (con respecto a la interacción de las especies), *p* propiedades preadaptativas (es decir, que existían ya antes del establecimiento de contacto entre las especies), y *s* indica las propiedades que se adquirieron por selección natural después del establecimiento de contacto. Es evidente que dos especies incipientes no pueden hacerse simpátridas a menos que *Ip* y *Ap* sean lo bastante fuertes para impedir la frecuente hibrización y una concurrencia fuerte. Es también evidente que existirá un premio selectivo a la adquisición de *Is* y *As* hasta que se perfeccionen el aislamiento reproductivo y la exclusión.

La probabilidad de la especiación con éxito

La mayoría de las especies forman ínsulas periféricas a intervalos regulares. Casi todas ellas restablecen contacto con la especie parental o se extinguen. "Las probabilidades están muy en contra de que pase con éxito por el cuello de botella de la disminución de variabilidad y de que alcance un nuevo nivel de gran variabilidad y un nicho ecológico desocupado" (Mayr, 1954a). La especiación es otro ejemplo del oportunismo de la evolución. ¿Qué sucede si un 98 ó 99 de cada 100 poblaciones fundadoras u otras ínsulas se despeñan por el camino? Todo va bien y queda asegurado

el progreso evolutivo con tal de que una de ellas de vez en cuando descubra un nuevo nicho. Y si este nicho a su vez constituyera una zona adaptativa totalmente nueva, como la que encontró el primer anfibio, el primer ave, el primer gorgojo, el primer pez cíclido de los lagos africanos o el primer agateador melífago de Hawai se producirá todo un alud de especiaciones prósperas hasta que la zona se llene totalmente por radiación adaptativa. La continuada presencia de numerosas ínsulas es una garantía de que se producirá especiación siempre que sea oportuna la situación ecológica.

Conclusiones

Resumamos ahora nuestros descubrimientos sobre la genética de especiación.

El aislamiento geográfico es un factor puramente extrínseco y completamente reversible que, por sí solo, no conduce a la formación de especies. Su papel es simplemente permitir la reconstrucción genética intrastornada de las poblaciones, que es el requisito previo para la formación de mecanismos de aislamiento.

La necesidad de la coadaptación y de la integración armoniosa de genes establece graves límites superiores al número de genes que pueden acomodarse en un acervo de genes, dado que muchas combinaciones genéticas son incompatibles. La elimnación rápida de combinaciones no armoniosas después de la hibridación es una prueba de esta conclusión. Hay una tendencia en el complejo integrado de genes de establecer una cohesión creciente para conseguir un perfeccionamiento constante de la homeostasis de desarrollo y genética. Numerosas autorregulaciones (feedbacks) permiten que el individuo, así como la población, compense el impacto incesante del ambiente. La heterosis, en particular, tiende a disminuir la efectividad de la selección en favor de efectos específicos, elevando la viabilidad y aumentando la independencia del medio. Un sistema genético bien integrado puede llegar a un equilibrio perfecto con su medio y estabilizarse tan bien que deje de producirse cambio evolutivo. Tal sistema puede ser capaz de enfrentarse con la producción regular de mutaciones y con las fluctuaciones normales del medio sin tener que experimentar ningún cambio. Su futuro es, en el mejor caso, inercia evolutiva, y, más probablemente, extinción eventual.

La especiación es, potencialmente, un proceso de rejuvenecimiento evolutivo, una fuga de un sistema demasiado rígido de homeostasis genética. La especiación rompe la cohesión del acervo de genes por variar temporalmente su contenido de genes y por forzar inevitablemente la población a un ambiente más o menos diferente. Si el cambio genético es suficientemente grave puede así iniciarse una reacción en cadena, una verdadera revolución genética. Cuanto mayor sea el cambio genético, mayor será la probabilidad de que la especie hija pueda entrar en un nuevo nicho ecológico y prosperar en él. La reacción en cadena genética puede entonces iniciar una reacción en cadena evolutiva. El proceso señalado lo más probable es que se verifique, en su forma más pura, en poblaciones periféricamente aisladas. La especiación es un proceso arriesgado. El empobrecimiento del acervo de genes y la inestabilidad genética consiguiente es mucho más probable que termine en un desastre que con éxito. Pero, aunque la mayoría de las especies incipientes perezcan, una, circunstancialmente, no sólo completa el proceso, sino que consigue penetrar en una nueva zona adaptativa o nicho.

La importancia de la especiación es que incita a la experimentación evolutiva. Crea nuevas unidades de evolución en particular las importantes para la macroevolución potencial. La especiación es un proceso progresivo y no regresivo.

Capítulo XVIII

LA ECOLOGÍA DE LA ESPECIACIÓN

La especiación geográfica significa la reconstrucción genética de una población durante un período de aislamiento geográfico (espacial). Los factores genéticos que se implican en esta reconstrucción se han considerado en el capítulo anterior. En el capítulo que comienza intentaremos analizar el papel de los factores ambientales que influyen sobre el origen y mantenimiento de discontinuidades entre poblaciones. Debe hacerse una clara distinción entre factores que inducen la formación de ínsulas geográficas y factores que regulan la velocidad de cambio en las ínsulas teniendo siempre en cuenta que la especiación consiste, no en mero cambio evolutivo, sino en la multiplicación de las especies.

Un tratamiento exhaustivo del tema indicado exigiría todo un libro, pues difícilmente habrá un factor ecológico que no afecte la especiación, directa o indirectamente, actual o potencialmente. Hemos de contentarnos con una revisión general y nos remitimos a la literatura ecológica y biogeográfica para estudios más exhaustivos (véase, por ejemplo, Hesse, Allee, Schmidt, 1951; Andrewartha y Birch, 1954; Kendeigh, 1961).

En este estudio de los factores que regulan el establecimiento y destino de ínsulas geográficas deseo destacar cuatro para someterlos a una consideración especial: 1) factores que determinan la efectividad del aislamiento geográfico; 2) factores que afectan los desplazamientos hacia nuevos nichos ecológicos; 3) factores que influyen sobre la frecuencia con que se establecen ínsulas geográficas; y 4) factores que favorecen la velocidad de renovación genética dentro de las ínsulas. Los cuatro tipos de factores ejercen su efecto sobre la velocidad de especiación.

La efectividad del aislamiento geográfico

Una de las propiedades básicas de las especies y de los individuos que las componen es la capacidad de difundirse. Cada especie tiene por lo menos una fase de dispersión en su ciclo de vida. Un estudio de las ba-

rreras geográficas que rodean cada especie y cada ínsula geográfica debe tener en cuenta esta capacidad de dispersión. Es cierto que "aislamiento geográfico" significa interrupción del flujo de genes por barreras externas. Pero debemos comprobar que la naturaleza física de estas barreras (factores extrínsecos) es solamente un aspecto del aislamiento. Los numerosos caracteres fisiológicos y psicológicos (factores intrínsecos) de los individuos que encuentran estas barreras durante su fase de dispersión tienen una importancia crucial. De hecho en alto grado determinan la efectividad de estas barreras.

El papel de los factores extrínsecos

Una comprensión del funcionamiento de las barreras naturales que son responsables de las discontinuidades entre ínsulas geográficas constituye un requisito indispensable para comprender la especiación. El estudio de barreras geográficas es, por tanto, tan importante para el evolucionista como para el biogeógrafo y el ecólogo.

Tipos de barreras. Varios autores han buscado una clasificación lógica de las barreras de distribución (Grinnell, 1914a; Gentilli, 1949; Hesse, Allee y Schmidt, 1951, que dedicaron todo un capítulo al tema). Estos estudios permiten hacer la generalización amplia de que toda región que no convenga para ser ocupada por una especie puede servir de barrera de distribución. La acción de tales barreras en el proceso de la especiación puede ilustrarse por algunos ejemplos.

La eficacia del mar como mecanismo de especiación fue plenamente apreciada por Darwin, Wallace y otros fundadores de la ciencia de la evolución. Las aves de las islas Galápagos (Lack, 1947a), de las islas Hawai (Amadón, 1950) y de la región papúa (Mayr, 1940) constituyen ejemplos clásicos. Las seis islas o grupos de islas del centro del archipiélago de Salomón (Fig. XVIII-1) han permitido subespeciación en cinco de las 53 especies de los pájaros que se dan en esta región (Tabla XVIII-1). Once de las 19 barreras potenciales (faltan tres especies de Gizo) han permitido la especiación. Estrechos que sólo tienen 2 km se han traducido en la evolución de poblaciones notoriamente distintas en varias especies. Las barreras del océano resultan todavía más eficaces frente a lagartos y monos. Cada islote de la costa de British Columbia tiene una población distinta de *Peromyscus maniculatus* (McCabe y Cowan, 1945). La especiación de los reptiles y mamíferos sobre las islas del golfo de California han sido estudiados por varios autores y Mayr ha resumido otros casos (1942).

La especiación puede también verificarse en islas de grandes lagos. Se han descrito subespecies endémicas de aves y mariposas en islas del lago Victoria, en el África oriental; y varias subespecies endémicas de mamíferos han evolucionado ya sobre las islas recientemente formadas del Gran

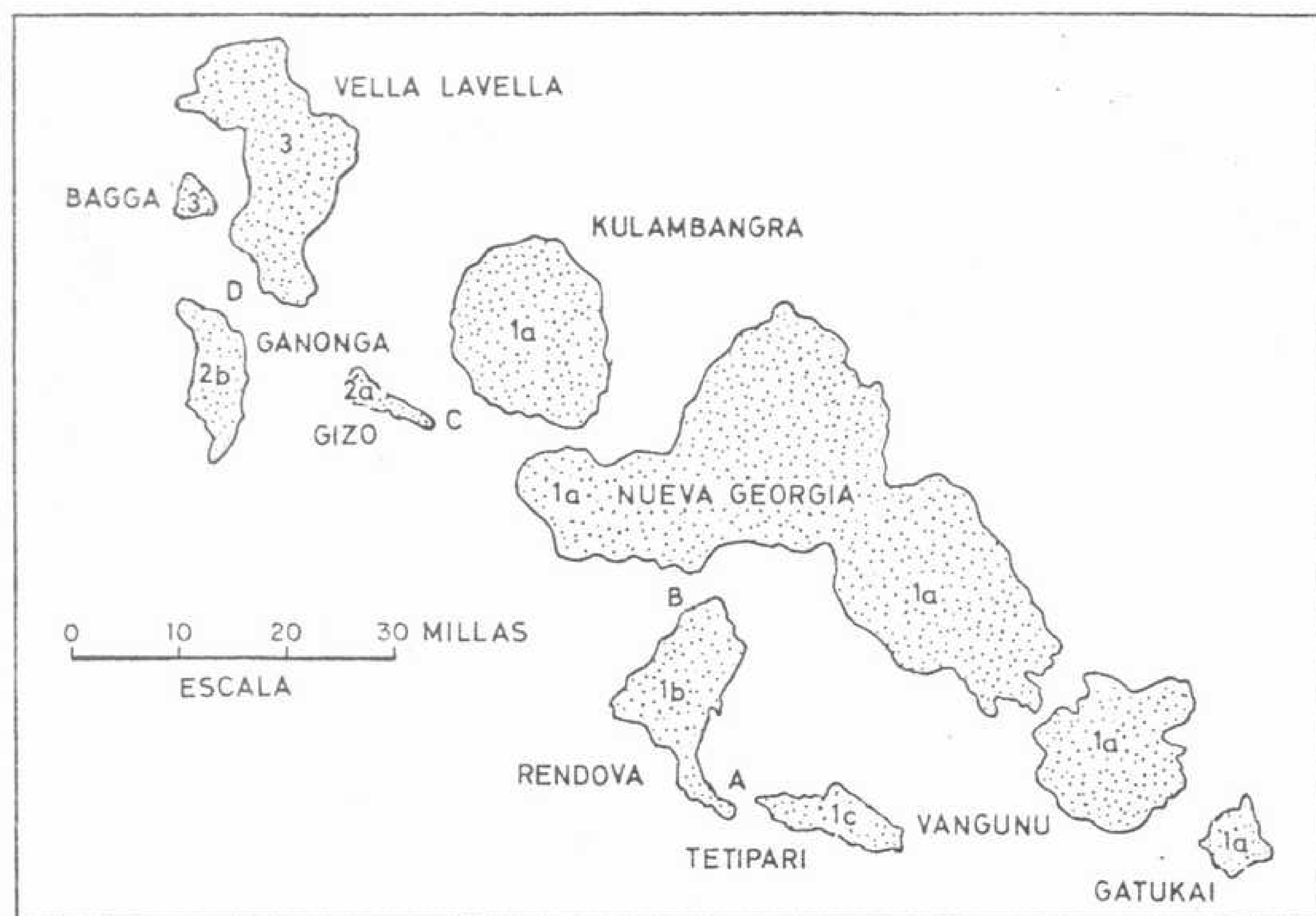


FIG. XVIII-1. Especiación del *Zosterops rendovae* ojiblanco en las islas Salomón centrales. 1, grupo *rendovae;* 2, grupo *luteirostri;* 3, *vellalavella.* Los grupos 1, 2, y 3 se consideran especies verdaderas por algunos autores y subespecies por otros; las distancias más cortas entre las islas son: $A = 1{,}7$ km; $B = 2$ km; $C = 6$ km; $D = 5$ km. (Según Mayr, 1942.) Véase Tabla XI-1.

Lago Salado en Utah (Marshall, 1940). Los lagos mismos, en particular si son tan grandes como los de Tanganika y Niasa en el este de África, pueden constituir importantes barreras entre poblaciones que viven en las costas opuestas.

Los ríos, análogamente, pueden constituir potentes barreras de distribución. Esto no sólo es cierto para los animales terrestres, sino a veces para las aves. El río Amazonas y sus tributarios resultan barreras particularmente eficaces para aves que viven sobre la maleza de la oscura selva tropical. El ave insectívora *Phlegopsis nigromaculata* se da a lo largo de toda la orilla sur desde los Andes al Atlántico pero falta en la orilla norte del Amazonas. Sobre la orilla sur está dividida en cuatro subespecies por los ríos Madeira, Xingu y Tocantins. Muy celebrado en la literatura de los mamíferos es el caso de la ardilla *Callosciurus sladeni* que se fragmenta en una serie de siete razas notoriamente distintas a lo largo del margen oriental del río Chindwin en Burma pero que carece virtualmente de variación geográfica en la orilla occidental (Carter, 1953). No sólo el Gran Cañón (Grinnell, 1914b) sino también el río Colorado superior (Kelson,

TABLA XVIII-1. *Especiación en aves de las islas Salomón centrales* *

Especies	*Islas y barreras de agua* **										
	Vella Lavella	*I*	*Ganonga*	*II*	*Gizo*	*III*	*Grupo de Nueva Georgia*	*IV*	*Rendova*	*V*	*Tetipari*
Ripidura cockerelli	a		a				b		b		b
Myzomela eichhorni	a		b		c		c		c		c
Monarcha barbata	a		b				c		d		d
Pachycephala pectoralis	a		b				c		d		d
Zosterops rendovae	a		b		c		d		e		f

* Las letras a-f se refieren a distintas subespecies de cada una de las especies señaladas en la primera columna de la izquierda; sus nombres pueden verse en Mayr, *Birds of the Southwest Pacific* (Macmillan, New York 1945). Muchas de estas subespecies se han descrito como especies verdaderas.
** Anchura de las barreras: I, 5 km; II, 10 km; III, 6 km; IV, 2 km; V, 1,7 km.

1951), el río Snake en Idaho, y el Columbia (Fox, 1948c) son barreras geográficas eficaces para los mamíferos pequeños. Por otra parte, algunos de los ríos grandes parecen ser menos eficaces. El río Mississippi no constituye al parecer una barrera notoria, tal vez porque cambia su curso con tanta frecuencia que da lugar a una fusión continua de las faunas de ambas orillas. Tiene interés señalar que M. Wagner fue el que dio por primera vez noticia de la importancia de las barreras geográficas para la especiación en un estudio de las poblaciones de coleópteros de ambas orillas de ríos norteafricanos.

Otros varios caracteres del suelo pueden funcionar también como eficaces barreras de distribución. Hooper (1942) muestra que la bahía de San Francisco y el valle adyacente del río Sacramento constituyen una barrera importante entre los mamíferos del norte y del sur de California. De las 24 especies implicadas, 11 (el 46 por ciento) se producen tanto al norte como al sur de la bahía, mientras que 8 se encuentran sólo al norte y 5 sólo al sur. De 43 subespecies sólo 8 se encuentran a la vez en el norte y en el sur (18,6 por ciento), 18 están restringidas al norte y 17 al sur.

Las cordilleras pueden constituir barreras importantes, en particular si, a la vez, separan zonas climáticas, como los Alpes, que separan la región mediterránea de la región europea central, y el Himalaya, que separa la India del Tibet. Pero incluso en una región de clima uniforme, como la isla ecuatorial de Nueva Guinea, la cordillera central actúa para algunas de las especies tropicales muy sedentarias de importante barrera entre poblaciones septentrionales y meridionales notoriamente distintas.

Del mismo modo que las montañas constituyen barreras eficaces para los animales de tierras bajas, los valles lo son para las especies de montaña. Cada especie de montaña de las aves del paraíso está separada de sus parientes próximos por valles o gargantas bajos (Fig. XVI-4). Los caracoles de las islas tropicales pueden estar aislados entre sí por valles o por cordilleras. El efecto de este aislamiento sobre la divergencia ha sido discutido por Gulick (1905). Las empinadas escarpaduras que bordean las mesetas tropicales pueden separar poblaciones muy distintas en la parte alta y al pie (Chapman, 1931).

Las masas de hielo de la época Pleistocena de los continentes septentrionales cuentan entre las barreras más infranqueables de la historia reciente de la tierra. En Europa el casquete de hielo escandinavo y los glaciares alpinos se aproximaron entre sí unos 600 km, y estaban separados meramente por una estepa fría que formaba una barrera eficiente entre la región atlántica sin hielo y las regiones sin hielo del este del Mediterráneo y del Próximo Oriente. Esto condujo a mucha subespeciación (Mayr, 1942). Pero no puede mostrarse con seguridad ni una sola ínsula glacial de un ave europea que alcanzara el nivel de especie plena (Mayr, 1951a). En América la glaciación parece haber sido más eficaz. Rand, 1948 da una lista de numerosos pares de especies que, al parecer, se desdoblaron en un componente occidental y otro oriental durante una u otra fase de la época Pleistocena. Existían refugios mesofíticos en el sudetse, y probablemente dos en el oeste y uno en el norte de la región del Yukón. El papel de un envolvimiento en la Plio-Pleistocena y de varios caracteres fisiográficos sobre la especiación de anfibios y reptiles de California se describe por Peabody y Savage (1958). El análisis de la especiación pleistocénica no ha hecho sino empezar (Devey, 1949). Los papeles respectivos de cada una de las cuatro o cinco glaciaciones no se han determinado todavía ni se han comparado los efectos de los avances glaciales con los de los períodos secos y calientes interglaciales. Tampoco se ha determinado en qué grupos de animales han resultado más eficaces las barreras del Pleistoceno. La precisión en la reconstrucción de estos acontecimientos ha aumentado considerablemente donde se dispone de registro fósil. Ha permitido a Kurtén (1959) mostrar que al comienzo de la época Pleistocena de Europa el oso *Ursus arctos deningeri* se desdobló en una población oriental y una occidental durante la glaciación de Mindel. La población occidental (¡más periférica!) aparentemente llegó a ser el oso de las cavernas *Ursus spelaeus*, en tanto que la población occidental continuó siendo *Ursus arctos*.

Un estudio de las barreras que ahora existen entre ínsulas geográficas muestra que las barreras convencionales (agua, montañas) ya no son más importantes, al menos en los continentes, que las zonas de vegetación. Los bordes de las zonas de vegetación son a veces muy acusados en las regiones tropical y subtropical y forman barreras geográficas para muchos animales. Así lo ha mostrado Chapin (1932, 1948) para las aves del bosque de lluvias africano y Keast (1961) para las aves de Australia. En Australia, por ejemplo, los bosques esclerófilos húmedos están fragmentados en una serie de áreas aisladas a lo largo de la periferia del continente, separadas por áreas secas. Cada bolsa de bosque ha servido de centro local de diferenciación de especies incipientes o completamente formadas.

Incluso franjas muy estrechas de habitat inutilizable pueden constituir barreras geográficas eficaces. En la región de la bahía de San Francisco una estrecha faja de terreno no utilizable (de 2-5 km de ancho) separa las razas de las marismas saladas del Song Sparrow *(Passerella melodia)* de las razas de la altiplanicie de esta especie (Marshall, 1948 Miller, 1956). Las zonas de bosque que separan las altitudinales de hierba de Nueva Guinea sirven análogamente de barreras eficaces entre poblaciones (Rand, 1936, Mayr, 1942). La efectividad de la vegetación como barrera resulta todavía más evidente en regiones donde la comarca de bosque alterna con sabana o desierto.

Un estudio de los diferentes tipos de barreras muestra que no es posible distinguir entre barreras geográficas y ecológicas. ¿Una montaña es una barrera por la dificultad de vencerla físicamente o porque resulta in-

utilizable para ser colonizada, o por ambas razones? Las tierras bajas del Amazonas constituyen para una especie de los Andes una barrera tanto física como ecológica. Todo terreno que no sea aprovechable para una especie es a la vez una barrera geográfica y una barrera ecológica. No es legítimo hacer de la distancia un criterio y distinguir barreras macrogeográficas y microgeográficas e igualar las últimas con barreras ecológicas. Nos obligaría a clasificar los ríos y los estrechos de océano como barreras ecológicas, puesto que son barreras microgeográficas en lo que respecta a la distancia.

¿Cómo clasificar los suelos inutilizables para los animales cuya distribución se ve gobernada por la preferencia por ciertos tipos de suelo? La distribución de ocho subespecies endémicas diferentes del roedor terrícola *Thomomys* en el Estado de Washington sobre "praderas" aisladas es un resultado de la distribución de praderas y bosque (Dalquest y Scheffer, 1944). Efectos similares de los suelos sobre la distribución de pequeños animales terrícolas se ha descrito en otras regiones por ejemplo en California (Ingles, 1950).

Las cavernas son también habitats que suelen aislar con mucha eficacia. La mayoría de las cavernas antiguas tienen faunas endémicas que se asemejan en muchos respectos a las faunas insulares. La literatura sobre faunas cavernícolas endémicas es enorme y nos remitimos a ella para más detalles (por ejemplo Barr y col., 1960). Los factores que separan las poblaciones de las cavernas de las poblaciones exteriores no están a veces nada claros. Un pez cavernícola endémico del Brasil, estudiado por Pavan (1946) no parece estar aislado del exterior. Es posible que algunas cavernas hoy accesibles hayan estado en un tiempo formando remansos subterráneos totalmente aislados y que no hayan establecido relación con las corrientes de superficie sino bastante recientemente, después de haberse terminado la especiación de sus habitantes.

Barreras de agua dulce. Las barreras que permiten la especiación de peces de agua dulce se han estudiado por Hubbs (1940, 1941) y por R. Miller (1950, 1961). En conjunto, cada río o cuenca fluvial constituye una unidad de población separada por tierra de otras adyacentes.

Los lagos son para los animales de agua lo que las islas para los animales de tierra. Cada lago antiguo de agua dulce tiene su propia fauna endémica. Estas faunas son o relativamente jóvenes, como la del lago Waccamaw en Carolina del Norte (Hubbs y Raney, 1946) o mucho más viejas y ricas en especies endémicas peculiares, como los lagos Baikal, Nyasa, Tanganika y otros lagos antiguos de agua dulce (Brooks, 1950; Poll, 1950). Cada lago a su vez consta de un archipiélago de áreas utilizables, con cada islote de habitat (como costa rocosa), separado por una barrera (como costa arenosa o lodosa) de otras áreas utilizables (Fryer, 1950).

Barreras en los océanos. Ekman (1953) y Hesse, Allee y Schmidt (1951) han tratado con detalle de las barreras marinas. Evidentemente las barreras son diferentes para los animales pelágicos (Brinton, 1959), bentónicos y abisales. Mayr (1954b) ha discutido la eficacia relativa de diversas barreras para los equinoides de aguas someras. Los animales pelágicos y los que se adhieren, ellos o sus huevos, a algas flotantes o a otra materia que flote suelen tener ámbitos muy amplios.

Barreras para parásitos. La falta de contacto entre varias especies de huéspedes potenciales reduce el flujo de genes entre poblaciones parásitas tan eficazmente como otras barreras espaciales. Como Clay (1949) señala con razón este aislamiento espacial entre huéspedes es el equivalente exacto del aislamiento geográfico de los animales que viven libremente. La naturaleza de las barreras que permiten la especiación en parásitos se ha discutido con detalle en el Capítulo XV.

Barreras climáticas. Los bordes del ámbito de la especie y de las ínsulas geográficas determinados por la tolerancia climática de las poblaciones tienden a ser particularmente lábiles. Están regulados por condiciones temporales de temperatura y de precipitación pluvial. Las isotermas tienen una importancia decisiva en las regiones templada y polar y la precipitación pluvial (y los aspectos de vegetación correlacionados) la tienen en las regiones subtropical y tropical. Los climas están sometidos a fluctuaciones a corto y largo término y esto causa avances y retrocesos de tales bordes. Con frecuencia se dejan atrás poblaciones residuales en condiciones favorables durante los períodos de contracción del ámbito. Si las restantes condiciones resultan favorables, estos residuos, pueden, como otras ínsulas geográficas, alcanzar el nivel de especies. Las constantes expansiones y contracciones de ámbitos de especies provocadas por cambios de clima con frecuencia se pasan por alto en la literatura evolutiva. Un estudio cuidadoso de todo borde de especie determinado por el clima muestra que se encuentra en un estado de estabilidad dinámica. La mejoría general del clima en el hemisferio septentrional durante la primera mitad de este siglo (Hustich, 1952; Shapley, 1953) lo ilustra muy gráficamente. Numerosas especies de aves, mamíferos y otros animales han extendido mucho hacia el norte su ámbito de cría, mientras que algunas especies nórdicas se han retirado del sur durante el mismo período (Kalela, 1942, 1944). Muchas ínsulas existentes pueden explicarse sólo como resultado de previas expansiones del ámbito durante períodos climáticamente favorables para tal expansión.

Existe una clase de transgresiones del previo borde de la especie que no puede explicarse fácilmente ni en términos de una barrera ni de un cambio climático del medio. En ocasiones una especie, comienza bruscamente a dilatar su ámbito de modo explosivo y penetra en el curso de su movimiento muy profundamente en regiones que sólo pocos años antes parecían totalmente inutilizables para la especie. La difusión

del serín mediterráneo (*Serinus serinus*) por la mayoría de Europa ofrece un ejemplo típico (Mayr, 1926), aunque un cambio climático puede haber facilitado la expansión. La tórtola turca (*Streptopelia decaocto*), que procedente de la India por vía de Turquía llegó a los Balcanes, de modo análogo ha ocupado la mayoría de Europa en las últimas décadas (Fisher, 1953). En tales casos se debe sospechar que se ha producido algún cambio genotípico en alguna población periférica que ha permitido que se precipite la expansión. Evidentemente, el cambio genotípico se ha traducido en un cambio de la tolerancia al clima o al habitat que permite que la especie subtropical penetre en la zona templada.

La eficacia de las barreras. La mayoría del aislamiento geográfico es relativo. Y pocas barreras son eficaces al cien por cien. Tendría interés saber lo larga que ha de ser la distancia entre poblaciones aisladas para permitir que se complete la especiación. ¿Cuánto flujo de genes es admisible? Se desconoce. La respuesta depende, en gran parte, de las facilidades de dispersión de cada tipo particular de organismo. Ni el ancho Atlántico constituye una barrera perfecta. Todos los años algunas aves e insectos americanos aparecen sobre la costa de Irlanda e Inglaterra después de haber sido arrastrados a lo ancho del Atlántico septentrional. Un ave del antiguo continente, la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*), colonizó el norte de Sudamérica a través del Atlántico hacia 1930 y desde entonces está dilatando su ámbito por el Caribe y el sur de Estados Unidos. Elton (1958) registra la historia de muchas invasiones a través de considerables barreras. Las islas Hawai, muy aisladas, han recibido toda su fauna por colonización transoceánica desde Polinesia y América. La fauna aviar hawaiana es el resultado de 14 colonizaciones. La rica fauna de insectos de estas islas, que consta de unas 10 000 especies es resultado de unas 300 colonizaciones (Zimmerman, 1948). Simpson (1940) mostró que toda la fauna de mamíferos de Madagascar puede interpretarse como surgida de sólo cinco colonizaciones a través del océano que separa Madagascar de África.

Si las barreras al flujo de genes constituyen un factor tan importante en la especiación como ahora generalmente se cree, deberíamos encontrar la máxima cantidad de especiación en las regiones más ricas en barreras geográficas. Así sucede de hecho. Las regiones insulares en todos los sentidos de la palabra muestran una especiación activa, mientras que las regiones continentales muestran especiación sólo donde barreras fisiográficas o climáticas establecen discontinuidades entre poblaciones. La tesis de que la especiación debe ser más activa y rápida donde las barreras naturales son más frecuentes y eficaces está muy confirmada por todos los hechos conocidos (para más ejemplos véase Mayr, 1952).

El papel de los factores intrínsecos

Las barreras geográficas a veces se consideran dispositivos puramente mecánicos, como una presa que retiene el agua en un pantano. Sería unilateral atender sólo a los aspectos mecánicos de las barreras. Los caracteres geográficos de una región dada, sus montañas, ríos, estrechos y llanuras sin árboles, afectan a la estructura en poblaciones de diferentes especies de modo muy distinto. Esto se explica sólo en parte por efecto de los medios de dispersión físicos. En gran parte estas diferencias son el resultado de "factores intrínsecos" (Mayr, 1942:238, 1949a:288), es decir, de propiedades fisiológicas y psicológicas que hacen que cada especie reaccione de modo distinto a tales barreras. La capacidad de dispersión de individuos de una especie, es decir, su facultad de moverse a distancias mayores o menores de su lugar de nacimiento regulan en gran medida el establecimiento y mantenimiento de ínsulas geográficas.

La dispersión de las plantas suele ser tarea de las semillas. En los animales puede producirse a casi toda fase del ciclo de vida, pero hay una serie de reglas (Ghilarov, 1945). Si los adultos son sedentarios, como sucede en muchos organismos marinos, la dispersión se verifica durante la fase larvaria, preferentemente por larvas que naden libremente. Si los adultos son móviles, como sucede en la mayoría de los insectos, las larvas tienden a ser sedentarias. Si los adultos están sometidos a una dispersión pasiva (por ejemplo, los afídidos), lo que da lugar a gran dilapidación y pérdida, con frecuencia se encuentran medios de acelerar la reproducción (partenogénesis).

La dispersión por tierra, agua y aire (Wolfenbarger, 1946; Gislén, 1948) es un fenómeno universal. De hecho, la facilidad de dispersión de la mayoría de los animales es tan grande que a veces sorprende que existan barreras biogeográficas. Incluso islas oceánicas tan aisladas como las islas Hawai poseen una fauna y flora relativamente tan rica que algunos biogeógrafos insisten en que estas islas deben haber tenido comunicación con el continente. A pesar de ello, es evidente que existen límites a la dispersión de cada especie.

No se conoce ningún método fidedigno de medir la capacidad de dispersión. La movilidad individual constituye decididamente un componente y por ello muchos investigadores en años recientes han intentado calcular la cantidad media de dispersión, por individuo y generación; por ejemplo, Dice y Howard (1951), en *Peromyscus*; A. H. Miller (1949), von Haartman (1949) y Kluijver (1951), en las aves; Stickel (1950), en la tortuga *Terrapene*; Burla y Greuter (1958) y Dobzhansky (1951), en *Drosophila*; Schoof y col. (1952), en la mosca doméstica, y Dowdeswell y col. (1949), en las mariposas, para citar unas cuantas publicaciones de una literatura que crece rápidamente. Sin embargo, estas investigaciones nos

dan sólo una respuesta incompleta y de hecho marcadamente equívoca a nuestra cuestión. Tales estudios de dispersión se basan en el supuesto arbitrario de que los individuos de una población obedecen en su dispersión a las mismas leyes que regulan la dispersión de objetos inanimados (Skellam, 1951). Sin embargo, las curvas de dispersión rara vez son normales (Bateman, 1950); de hecho la mayoría de las poblaciones de animales parecen compuestas de tres clases de individuos: 1) los que se dispersan lentamente y al azar como objetos inanimados; 2) los que poseen una tendencia manifiesta a permanecer donde se encuentran (filopatria), y 3) los que recorren mayores distancias de lo que cabría esperar. Las clases 2) y 3) son responsables de las anomalías en las curvas de dispersión y son la manifestación de factores intrínsecos. Algunos de estos factores intrínsecos ayudan a vencer las barreras y otros a reforzarlas. La capacidad de un grupo de animales de especiarse depende en grado considerable de las fuerzas relativas de las dos series de factores.

Factores que facilitan la dispersión y el cruce de barreras. La dispersión puede ser activa, pasiva o mixta. La probabilidad de una dispersión pasiva aumenta por numerosos factores, algunos de los cuales han sido recogidos por Simpson (1952a:168), como son el tamaño pequeño, el bajo peso específico, el recubrimiento protector, una fase durmiente, etc. Las especies en que sean óptimos todos estos factores pueden tener ámbitos que abarquen todo el mundo, como ciertos tardígrados (Fig. XVIII-2), rotíferos y crustáceos de agua dulce. Un cosmopolita con éxito con una población de especie esencialmente panmixta está evidentemente impedido para la especiación geográfica. Se necesita una gran capacidad de dispersión para los ocupantes de habitats temporales como son la mayoría de las masas de agua dulce. Es análogamente característica de la mayoría de los organismos marinos. Más del 70 por ciento de los invertebrados marinos que habitan el fondo poseen una fase de larva pelágica. La capacidad de vencer barreras (por ejemplo, el mar profundo entre aguas someras) depende de la duración de la fase larvaria. Los gastrópodos marinos con largas fases larvarias, como *Cypraea*, *Conus* y *Mitra*, tienen ámbitos mucho más amplios en el Pacífico que los pelecípodos con períodos larvarios cortos. La mayoría de las larvas plánula del coral formador de arrecifes *(Galaxia aspera)* se asienta al cabo de una semana, pero algunas larvas flotan durante más de 60 días (Atoda, 1951). Una corriente oceánica de 3,2 km por hora (unos 75 km al día) hace que esta larva pueda recorrer cerca de 5 000 km antes de establecerse. No es sorprendente que especies que posean tales facilidades de dispersión no se especien nunca en la vasta región del Pacífico y que se encuentren especies litorales en islas oceánicas tan remotas como las de Ascensión, Santa Elena y Hawai (Mayr, 1954b).

Las diferencias que las especies muestran en el grado de dispersión

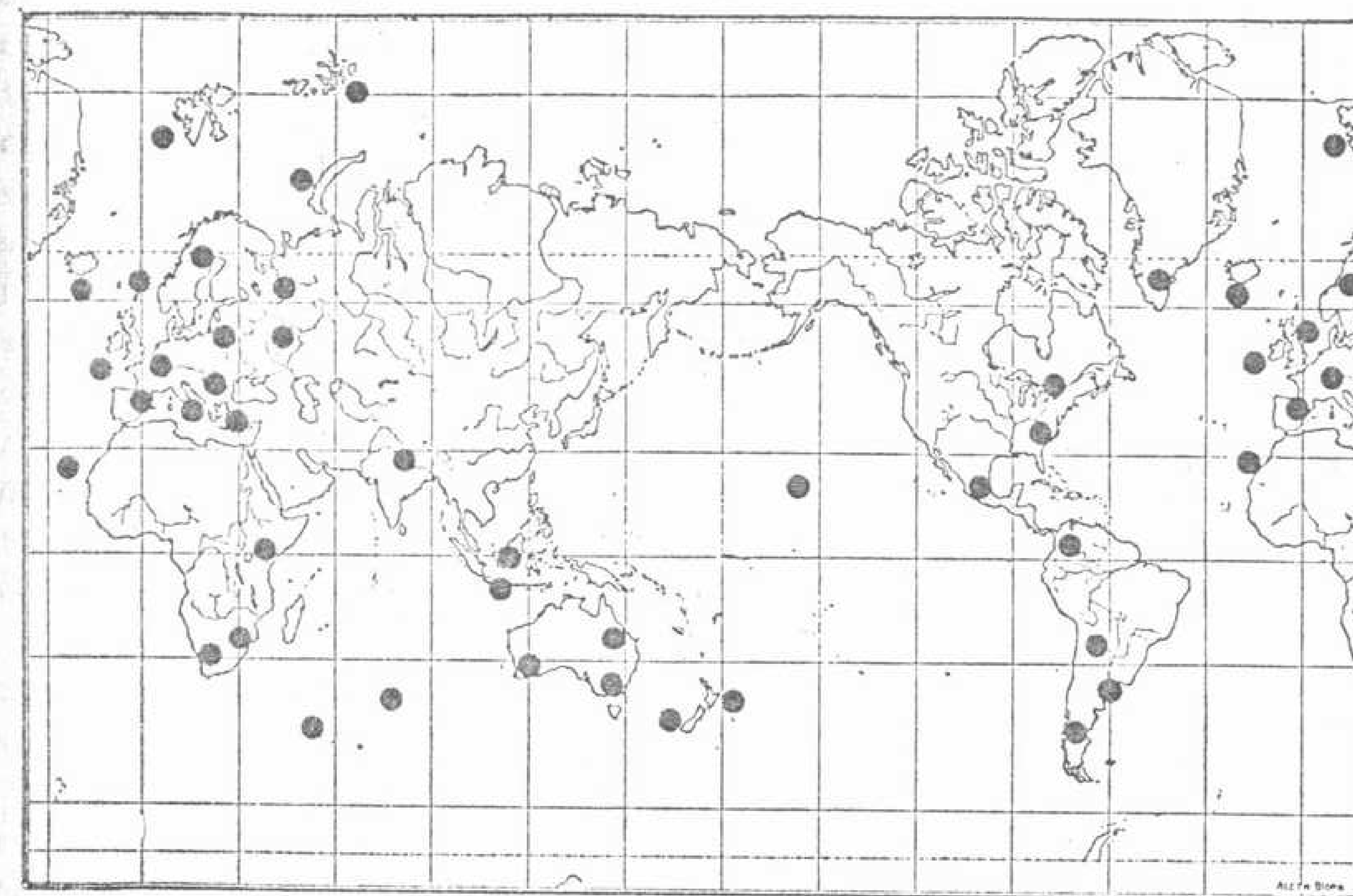


FIG. XVIII-2. Distribución cosmopolita del tardígrado *Macrobiotus hufelandii.*

activa son todavía mayores que las diferencias en la dispersión pasiva. Algunas propiedades mal definidas y escasamente comprendidas de las especies son la causa de estas diferencias. Por ejemplo, la capacidad de cruzar barreras, y así de establecer o borrar ínsulas geográficas está con frecuencia determinada por factores psicológicos en los vertebrados superiores. En 1856 el ojiblanco pequeño *Zosterops lateralis* cruzó 2 000 km que separan Tasmania y Nueva Zelanda y procedió a constituirse en el ave canora nativa más frecuente de Nueva Zelanda. En décadas sucesivas colonizó con éxito todas las islas que se encuentran en el tormentoso mar de Nueva Zelanda. Sin embargo, un próximo pariente, el ojiblanco del centro de las islas Salomón, *Zosterops rendovae*, rehúsa cruzar barreras aunque no tengan sino pocos kilómetros (Fig. XVIII-1), aunque sus dotes de vuelo sean esencialmente las mismas que las del ave de Nueva Zelanda. Diferencias similares en la facilidad de dispersión se encuentran en especies de drongos (Dicruridae), que morfológicamente son equivalentes (Mayr y Vaurie, 1948). Los activos voladores *(Himatione, Vestiaria* y *Psittirostra)* entre los agateadores melífagos de Hawai no muestran subespeciación de isla en isla, mientras que los poco voladores forman ínsulas acusadas (Baldwin, 1953). Las aves que se alimentan de frutos y de néctar, que han de seguir los desplazamientos de su alimento, muestran mayor dispersión y menor subespeciación que los insectívoros, más sedentarios.

El número de ejemplos de especies que han cruzado una importante barrera geográfica y han establecido una nueva ínsula, como el ojiblanco de Nueva Zelanda, es probablemente muy grande. Sin embargo, rara vez un naturalista está presente para registrar los detalles de la invasión. Esto se produjo en la invasión de Groenlandia en enero de 1937 por una bandada de zorzales reales de Eurasia, *Turdus pilaris,* documentada cuidadosamente por Salomonsen (1951). En 1949 el ave era un ave de cría común del sudoeste de Groenlandia. Las historias de otras muchas invasiones (la mayoría debidas a dispersión pasiva) se han descrito por Elton (1958).

Es difícil generalizar sobre la facilidad de dispersión de una especie, no sólo porque el impulso de dispersión varía con la edad, sino también porque las poblaciones parecen ser polimorfas para la impaciencia por dispersarse. El viajar a larga distancia de una minoría de individuos se ha observado en ratones, aves e incluso moscas. Estos individuos excepcionalmente inquietos tienen, sin duda, mucha más importancia para cruzar barreras que los individuos medios de una población. La colonización de islas remotas debe mucho a tales individuos emprendedores.

Factores que reducen la dispersión. La probabilidad de la dispersión pasiva se reduce por los caracteres inversos de los enumerados como facilitadores de esta dispersión. La incapacidad de volar aumenta la velocidad de especiación en géneros ápteros de carábidos y tenebriónidos. La retirada en cavernas establece nuevas barreras e induce la especiación. La disminución de la fase de larva pelágica en los animales marinos hace más eficaces las barreras locales.

De nuevo resulta que, en muchos animales, en particular en los vertebrados superiores, los factores psicológicos son los medios más importantes de reforzar las barreras geográficas. El ojiblanco de Rendova *(Zosterops rendovae)* constituye un ejemplo típico de una especie que muestra *filopatría* (necesidad de permanecer en su localidad nativa), aunque un vuelo de pocos minutos podría llevar las aves a la isla inmediata. Esta preferencia por permanecer en el solar doméstico está muy difundida entre los animales. Se han encontrado pruebas entre los ratones, lagartos, tortugas, serpientes, peces, caracoles, mariposas y, de hecho, en casi todas las especies de animales en que se hayan registrado con cuidado movimientos de individuos marcados.

Otros factores intrínsecos que disminuyen el flujo de genes son el mantenimiento de los territorios y la capacidad de regresar a casa. La importancia de regresar al nido de origen en las aves se conoce de antiguo y explica la extrema localización de los ámbitos de muchas subespecies de gansos *(Anser, Branta),* a pesar de las enormes emigraciones de estas especies. La vuelta al lugar de origen está bien demostrada no sólo en aves y mamíferos, sino también en reptiles, anfibios y peces. Se verifica incluso entre invertebrados, por ejemplo, lepas (Villee y Groody, 1940), caracoles (Edelstam y Palmer, 1950), chitones (Crozier, 1921) y crustáceos (Creaser y Travis, 1950). Se ha registrado que se verifica en la mosca tsé-tsé *Glossina* (Jackson, 1944) y puede estar más extendida entre los insectos de lo que hoy se admite. La capacidad de volver al lugar de nacimiento, combinada con la filopatría, restringe gravemente la dispersión y ayuda a reforzar las barreras extrínsecas.

El grado de filopatría puede diferir en distintas poblaciones de la misma especie. En poblaciones finesas del pájaro papamoscas cerrojillo *(Ficedula hypoleuca),* sólo aproximadamente el 1 por ciento de los jóvenes vuelve a la región que rodea el lugar del nacimiento, mientras que en las poblaciones centroeuropeas vuelven del 20 al 35 por ciento (von Haartman, 1949). Finlandia es la región más recientemente colonizada del ámbito de la especie y la población finlandesa consta de descendientes de inmigrantes que parecen poseer un componente genético bajo para la filopatría y para la capacidad de volver al lugar de origen.

Todo factor que disminuya la dispersión puede facilitar la especiación. Por ejemplo, el cuidado paternal tiende a aumentar la filopatría y a disminuir acusadamente la dispersión. La emancipación extremadamente tardía de las crías en los gansos constituye un buen ejemplo. Otro ejemplo es la cría en la boca de los peces cíclidos. En el momento en que los cíclidos jóvenes se independizan se han habituado tenazmente a la estación muy localizada de sus padres. En consecuencia, la cría en la boca, la filopatría y la mayor eficacia de las barreras de habitat están estrechamente correlacionadas en los cíclidos (Fryer, 1959).

La extremada localización de poblaciones potencialmente móviles sólo puede explicarse por estos factores intrínsecos. El hecho vale para los osos de las cavernas (Kurtén, 1955), mariposas (Lorkovic, 1955), y ciertos caracoles, por ejemplo, de los géneros *Achatinella, Partula* y *Cerion.* El estudio de los mecanismos sensoriales y de los "factores psicológicos" que facilitan esta consideración de las barreras está muy en los comienzos.

Selección de habitat. Tal vez el factor intrínseco más importante de todos los que conducen a la localización de poblaciones y a una restricción de la especie a sus nichos ecológicos específicos de especie sea un fenómeno que habitualmente se denomina "selección de habitat". Los miembros de toda especie tienen la capacidad, así como la necesidad, al final de la fase de dispersión de sus ciclos de vida, de elegir como domicilio una región que muestre una constelación de factores ambientales característicos de la especie. Todo naturalista está familiariazdo con la selección de habitat y la da por descontada. En ocasiones puede estudiarse por observación directa. Con frecuencia, cuando un individuo de una especie se ve expulsado de su habitat conveniente hace todos los esfuerzos para volver a él lo más rápidamente posible. La selección de habitat es particularmente notoria en todos los animales que están coloreados críptica-

mente y que, de este modo, concuerdan en color con el sustrato. Si a un saltamontes de la playa coloreado crípticamente, *Trimerotropis maritima*, se le obliga a emprender el vuelo y se le expulsa hacia una mancha de hierba, no se posará sobre la hierba, sino que retrocederá en círculo hacia la arena. Niethammer (1940) experimentó las preferencias de color de las alondras sudafricanas e hizo las observaciones siguientes:

Es muy notable en el sudoeste de África que las alondras rojizas sólo se encuentran en suelo rojo y las oscuras en suelo oscuro, incluso donde se encuentran dos tipos de suelo completamente distintos, por ejemplo en Waltersdorf, donde el suelo oscuro, rico en humus se pone en contacto con la arena roja del Kalahari. *Mirafra sabota hoeschi* vive exclusivamente sobre el suelo oscuro, a pesar del hecho de que el área de arena roja comienza sólo a pocos centenares de metros de sus territorios. Por otra parte, he encontrado *Mirafra africanoides* sobre la arena roja hasta su borde mismo, pero nunca sobre el suelo oscuro que está habitado exclusivamente por *Mirafra sabota hoeschi*. Condiciones similares se observan en la granja "Spatzenfeld" con excepción de que las arenas rojas aquí limitan con zonas de caliza clara en las que vive *Spizocorys starki*. He intentado expulsar pequeños grupos de *Spizocorys starki* hacia las arenas rojas, pero en vano, ya que se volvían antes de que comenzara el suelo rojo y retrocedían volando directamente, como si lo supieran, a su suelo de caliza clara acostumbrado. La alondra roja *Mirafra fasciolata deserti*, que habita en Spatzenfeld en arenas rojas, no pasa nunca a la zona de caliza. Hice en Lidfontein el experimento inverso. Intenté expulsar la forma roja *Mirafra africanoides gobabisensis* de la duna roja a un suelo calizo claro pero siempre en vano. No creo que el experimento tenga nunca un resultado distinto porque es evidente que las aves son conscientes del color que corresponde a su propia coloración.

Esta elección deliberada del habitat conveniente y la recusación de habitats inadecuados constituye como el refuerzo más enérgico de las barreras geográficas (Palmgren, 1938; Miller, 1942). La selección de habitat impide que se malgasten individuos en habitats inconvenientes, como ha reseñado Grinnell (1928:429), y constituye, pues, el equivalente ecológico de los mecanismos de aislamiento.

La naturaleza e importancia de los factores psicológicos que subyacen en la selección de habitat se consideró entre los ornitólogos, primero por Schnurre, Sunkel, Lorenz, Lack y Palmgren, y más recientemente por Peitzmeier (1942) y por Svärdson (1949b). Los ecólogos marinos saben de antiguo que los invertebrados marinos tienen la capacidad de establecerse sobre el sustrato apropiado (Verwey, 1949; Thorson, 1950). La cuestión de la aportación genética a esta capacidad ha estado mucho tiempo sin contestar. ¿Los animales están condicionados o "marcados" al habitat específico de especie durante las fases larvarias o juveniles, o consiguen la "información" sobre la naturaleza del habitat específico de especie en sus genes? La obra de Thorpe (1945) muestra que es posible una cierta cantidad de condicionamiento, más en unas especies, menos en otras. Sin embargo, hay un componente genético fuerte, como resulta cada vez más evidente. Harris (1952) encuentra que individuos de subespecies de bosque y de pradera del ratón *Peromuscus maniculatus*, criado y alimentado en jaulas típicas de laboratorio, difieren en su preferencia para varios habitats artificiales. *P.m. bairdi* prefiere habitats que se asemejen a praderas, *P.m. gracilis* los que se asemejan a bosques. La preferencia innata de los parásitos para sus huéspedes específicos de especies y de muchos insectos para sus plantas huéspedes normales, está, sin duda, bien establecida (Dethier, 1954).

La selección de habitat es un factor conservador en la especialización, ya que disminuye la probabilidad de que nuevas ínsulas se establezcan más allá del borde de la especie. Si una especie tiene la capacidad de cambiar su preferencia de habitat, no solamente puede dilatar su ámbito, sino también cambiar genéticamente bajo la presión del nuevo medio en la ínsula geográfica recién establecida. Esto crea condiciones que son extraordinariamente favorables para una especiación rápida. La gran importancia para la especiación de tales desplazamientos en la preferencia de habitat ha sido reconocida correctamente por Thorpe (1945) y por otros autores, pero con frecuencia se ha interpretado muy erróneamente en el pasado como pruebas de especiación simpátrida. Toda especiación implica una cantidad mayor o menor de transformación ecológica. Es importante percibir que ésta se superpone a los cambios geográficos, como Fryer (1960b) señala para los peces del lago Nyasa, y no es una causa alternativa de la especiación geográfica.

En suma, la dispersión dentro del margen de la especie y más allá del borde de la especie no es un fenómeno puramente mecánico que pueda explicarse en términos de los medios físicos de dispersión. Influyen fuertemente sobre la cantidad y la distancia de la dispersión algunos factores intrínsecos como son la filopatría, la capacidad de volver al lugar de origen, la inquietud, la duración de la fase de dispersión, el cuidado paternal, la selección de habitat y otras características psicológicas y fisiológicas. Todas juntas regulan el establecimiento y el mantenimiento de las ínsulas geográficas y constituyen, pues, uno de los factores determinantes en la especiación.

Colonización e invasión de nuevos nichos

La facilidad de dispersión sola no basta para cruzar una barrera con éxito. Debe estar complementada por la capacidad de encontrar habitats utilizables más allá de la barrera y de colonizarlos. A este respecto parece existir una acusada diferencia entre las plantas superiores y los animales superiores. Las plantas poseen grandes facilidades de dispersión, pero

también tienen exigencias específicas estrictas de habitat y parecen encontrar dificultad en colonizar regiones nuevas (se exceptúan las malas hierbas). Los animales, en particular los vertebrados, encuentran más difícil cruzar las barreras, pero el hecho se compensa por su mayor capacidad de enfrentarse con nuevas condiciones. El resultado es que la distribución de las floras tiende a ser bastante diferente de la de las faunas de vertebrados. En la India, por ejemplo, toda la zona tropical desde Malaya a Nueva Guinea constituye, en lo esencial, una unidad de flora que se distingue más o menos acusadamente de la de Australia. Por otra parte, en los animales superiores se distingue claramente una fauna malaya al oeste y una fauna australo-papúa al este de la línea de Weber (Mayr, 1953b). (Sin embargo, algunos animales, como los insectos que dependen de plantas definidas, pueden compartir la pauta de distribución de sus plantas huéspedes.) La movilidad de los animales, que permite la selección de habitat, es una de las causas de su capacidad de enfrentarse con nuevas áreas. Un animal recién nacido o joven puede buscar un nicho adecuado, mientras que una plantita ha de tener éxito en el lugar mismo en que germina. Todavía se desconoce en qué grado esta diferencia en la capacidad de colonización es la causa de diferencias en la pauta de especiación de animales y plantas.

La invasión de nuevos nichos

Un organismo colonizador que haya cruzado el borde corriente de la especie, con frecuencia es incapaz de encontrar un habitat o nicho ecológico idéntico al que ha abandonado. Puede no ser capaz de establecerse, a no ser que posea la capacidad de desplazarse en sus exigencias ecológicas de nicho. Para comprender tal desplazamiento debe comprobarse que una especie no tiene necesariamente una "exigencia" fijada tipológicamente de medio. No existe algo real que sea *la* ecología de una especie dada. Como hemos visto en el Capítulo XVI, con frecuencia existe una variación geográfica en las exigencias de habitat o nicho y las poblaciones periféricas se desvían, con especial frecuencia, de la "norma" de la especie. Un modo de abordar tipológicamente el problema es, en particular, inaplicable en todas las especies (que es de suponer constituyen la mayoría de las especies vegetales y animales) cuyo ámbito esté ocupado por numerosas poblaciones locales discretas, cada una adaptada a su medio local y sólo conjuntadas, de modo suelto, por el flujo de genes (Mayr, 1942, 1949a, 1951a). Incluso dentro de una sola población los individuos pueden diferir en sus preferencias y tolerancias ecológicas. Existe, pues, evidentemente suficiente cantidad de materia prima disponible en la mayoría de las especies para permitir que algunos de los individuos colonizadores se desplacen a nuevos nichos. Una especie debe poseer considerable cantidad

de tal adaptabilidad, así como capacidad de condicionar, para ser capaz de saltar a un nuevo nicho. Sin embargo, tal salto fracasará a menos que los fundadores de la nueva población no posean una constitución genética que les dé éxito en el nuevo ambiente.

El desplazamiento a un nuevo nicho debe pasar en muchos casos por una fase de polimorfismo ecológico. La nueva preferencia o tolerancia simplemente se suma a las características ya existentes de la población (Ludwig, 1950). Existe, sin embargo, un límite para la versatilidad ecológica de una población y, cuando la preferencia por un nicho nuevo sea superior a la previa, puede conducir al desplazamiento desde el antiguo. Cuando se produce tal desplazamiento en una ínsula geográfica y ésta adquiere aislamiento reproductor durante un período duradero de aislamiento geográfico, habrá adquirido todos los requisitos de una nueva especie.

La constelación ambiental

El desplazamiento a un nuevo nicho ecológico, la adquisición de un nuevo carácter ecológico, se facilita por algunas circunstancias y se impide por otras. Como ya se señaló en el Capítulo XVII, un desplazamiento hacia un nuevo nicho se ve favorecido en la proximidad al borde de la especie. "Las poblaciones ecológicamente más aberrantes se encuentran casi siempre a lo largo de la periferia del ámbito de la especie" (Mayr, 1947). Del hecho son particularmente responsables dos factores: la reconstrucción genética de estas poblaciones periféricas (Mayr, 1954a) y el hecho de que el habitat, que es la estación preferida en el centro del ámbito, puede no ofrecer condiciones de vida óptima cerca de la periferia. Un desplazamiento hacia un nicho diferente puede restablecer las condiciones de vida óptima en estas circunstancias. El aislamiento geográfico de la población puede facilitar la consolidación genética del desplazamiento ecológico. Dos factores del ambiente biótico, según varios autores recientes, tienen particular importancia para la probabilidad de éxito de los desplazamientos ecológicos.

Competidores. El papel de los competidores en la especiación ha sido destacado por varios autores recientes. Es evidente que una población encontrará dificultad para penetrar en un nuevo nicho si este nicho está ya ocupado por otra especie. Sin embargo, hay pruebas de que hay nichos vacantes o parcialmente vacantes incluso en faunas bien equilibradas. El éxito espectacular de transferencias de faunas puede servir de ejemplo (Elton, 1958), así como también la súbita ruptura de barreras de faunas. Después de haberse abierto el canal de Suez en 1869, quince especies de peces del mar Rojo colonizaron el Mediterráneo y algunos se hicieron muy abundantes. Es probable que estas especies colmaran nichos vacantes,

ya que no se ha observado ninguna disminución apreciable en la frecuencia de ninguna especie mediterránea. Ningún pez mediterráneo consiguió penetrar en el mar Rojo (Kosswig, 1950).

Parece existir una diferencia acusada entre continentes e islas en lo que respecta a la disponibilidad de nichos. Abundantes nichos vacíos se encuentran en islas diversificadas cuando llegan los primeros colonizadores, lo que invita a una rápida radiación adaptativa. Los trepadores melífagos de las islas Hawai *(Drepanididae)* tuvieron esta oportunidad y han dado origen a formas de pinzón, de melífagos, de trepadores y de picamaderos (Amadon, 1950). La ocupación de estos nichos diversos por los trepadores melífagos ha impedido una radiación adaptativa similar por inmigrantes posteriores que constan de tordos, papamoscas y melífagos. La especiación en estas últimas invasiones se veía inhibida por la presencia de concurrentes ya bien establecidos. Una serie similar de acontecimientos ha descrito Lack (1947a) para los pinzones de Darwin en las islas Galápagos y por Zimmerman (1942) para los insectos de las islas Hawai. Vemos siempre que una especie incipiente sólo puede completar el proceso de especiación cuando encuentra un nicho desocupado. Esto es bastante difícil en los continentes con sus ricas faunas y, sin embargo, hay pruebas del aumento incesante del número de especies, incluso en las faunas viejas (de no trastornarse por catástrofes). Esto resulta particularmente verdadero en los trópicos húmedos donde la estabilidad estacional y las escasas exigencias del ambiente físico permiten una fuerte especiación de nicho que se traduce en una gran riqueza de fauna y en una considerable radiación de especies íntimamente emparentadas.

Depredadores. El efecto de la presión del depredador sobre la invasión de nuevos nichos sigue poniéndose en duda. Worthington (1940) sugirió que la diferencia en el número de especies de peces endémicos en varios lagos africanos se debe a diferencias en la presión de depredación. Mayr (1942, 1947) puso en duda esta hipótesis y señaló que el tamaño de los diversos lagos y sus edades estaban íntimamente correlacionados con el número de especies. Fryer (1959) mostró que, además de los depredadores recogidos por Worthington, ciertas especies de cíclidos se habían hecho a su vez depredadores. De hecho Fryer cree "que la presencia de peces depredadores en el lago Nyasa y en otros lagos probablemente ha acelerado y ha ayudado a la especiación de especies no depredadoras... las especies más abundantes proporcionan la porción principal de la dieta a los animales de presa y esto a su vez facilita la supervivencia de las especies de menor capacidad de multiplicarse". La debilidad de este argumento es que confunde números absolutos y porcentajes. Si entre los peces de un cierto lugar 950 son individuos de la especie *A* y 50 de la especie *B*, y si el depredador toma 95 *A* ("porción principal de la dieta del depredador") y 10 *B*, toma sólo el 10 por ciento de *A* pero el 20 por ciento de *B*. Tal diferencia en la velocidad de depredación puede ser fatal para *B*. La verdad es, probablemente, algo que está entre los dos extremos de Worthington y Fryer. Es muy probable que se produzca algún retardo en la especiación por depredación. Un individuo que intente desplazarse hacia un nuevo nicho probablemente es mucho más vulnerable por la depredación que los miembros de una población bien establecida. Los depredadores pueden impedir a las poblaciones que entren en nichos para los que no estén particularmente bien adaptadas. Parece confirmar esta tesis los desplazamientos con éxito a nichos radicalmente nuevos que se han producido con frecuencia bastante grande en ausencia de depredadores en archipiélagos oceánicos como las islas Galápagos y las islas Hawai. Sin embargo, la ausencia simultánea de concurrentes en estas islas oceánicas hace imposible un análisis completo.

El desplazamiento al nuevo nicho ecológico y la necesidad de adaptarse plenamente a él establece una considerable presión de selección. Esto conduce a una reconstrucción genética de la población hasta que, al final, tanto genética como ecológicamente resulte tan distinta de la población parental que la nueva especie pueda volver al punto de origen y coexistir con la parental sin entrar en competencia seria con ella. Aunque el impedimento del cruzamiento con la especie parental depende de la adquisición de mecanismos de aislamiento, no debe menospreciarse la importancia de factores ecológicos en el proceso de la especiación geográfica.

Aspectos ecológicos de la velocidad de especiación

Tal vez no exista ningún otro aspecto de la especiación del que conozcamos menos que de su velocidad.* De hecho, probablemente nunca hemos tenido datos exactos de este fenómeno. El desdoblamiento de una especie en dos es un acontecimiento corto que como tal no se conserva en el registro fósil. Hemos de inferir todo conocimiento.

La velocidad de especiación depende de tres series de factores: 1) de la frecuencia de barreras, es decir, de factores que producen ínsulas geográficas; 2) las velocidades a las que las ínsulas geográficas se transforman genéticamente, y, más específicamente, adquieren mecanismos de aislamiento; y 3) el grado de diversidad ecológica que ofrece nichos ecológicos vacantes a las especies que surgen. De estas tres series de factores sólo la segunda posee un componente genético. Con todo, incluso la velocidad a que la ínsula geográfica se transforma genéticamente sólo depende en grado mínimo de la velocidad de mutación en el acervo de genes de la ínsula. Mucho más importantes son el grado de aislamiento (impedimento

* La velocidad del cambio evolutivo como tal la consideramos fuera del tema. En Simpson (1953a) y Kurten (1958, 1959) se encuentran excelentes exposiciones.

de ser trastornado por inmigrantes) y la "presión de adaptación", esto es, el grado de presión de selección requerido para conseguir una adaptación perfecta al medio de la ínsula. El "medio" incluye no sólo el medio físico, sino también todo el medio bitótico, tal como la presencia de nuevos depredadores y la ausencia de antiguos y la presencia de nuevos competidores y la falta de antiguos. Es evidente, según estas consideraciones, que los factores ecológicos desempeñan un papel bastante mayor al determinar las velocidades de especiación que los factores genéticos. Nada puede servir de mejor ejemplo que la multiplicación explosiva de especies donde el medio favorece tal proceso, como en las islas Hawai y en ciertos lagos de agua dulce.

Las velocidades de especiación, hablando en líneas generales, pueden fraccionarse en velocidades de "transformación de ínsulas" y en velocidades de "formación de discontinuidades". Ninguna de las dos puede medirse directamente, aunque pueden hacerse tasaciones que tal vez permitan determinar su orden de magnitud.

Transformación de ínsulas

Pruebas geológicas. Disponemos de tan pocas pruebas directas sobre el tiempo requerido para transformar una ínsula geográfica en una especie distinta que debemos recurrir a las pruebas geológicas. Esto se ha tratado seriamente por Zeuner (1946), Rensch (1960a) y particularmente por Simpson (1944, 1949, 1953a). A pesar de las enormes dificultades encontradas en tales estudios, comienza a establecerse el orden de magnitud de estas velocidades. La edad de los estratos geológicos se determina con creciente precisión. En tales cálculos no pueden evitarse ciertos supuestos algo irreales, como el de que las formas más recientes (en una serie de estratos) son los descendientes directos de las formas primeras y que la cantidad de cambio morfológico refleja con exactitud el grado de especiación. Con frecuencia esto es muy improbable, como, por ejemplo, en la denominada evolución (y especiación) rápida de los ammonites. Probablemente debe implicar una cantidad mucho mayor de cambio fenotípico la "especiación" en un grupo morfológicamente plástico como los ammonites que en un grupo tan morfológicamente estático como los pelecípodos.

El resultado más destacado y algo desalentador de estos estudios es la extrema desigualdad de las velocidades de transformación. El género de braquiópodos *Lingula*, que era muy frecuente durante los períodos Ordoviciano y Siluriano, se conoce desde dichos períodos en varios centenares de especies y se propaga hasta la actualidad. Con frecuencia se pretende que las partes blandas de los géneros modernos son muy distintas de las de los géneros fósiles. Indudablemente existen ciertas diferencias, pero las impresiones dejadas por los complicados sistemas de músculos que permiten la locomoción y el cierre de la concha son virtualmente idénticos en las formas fósiles y en las modernas. Puede afirmarse con convicción que no se ha producido ningún cambio notorio en 440 millones de años a pesar de que el especialista pueda proponer separación de géneros. Algunos de los géneros de Foraminifera se conocen desde el período Cambriano hasta la actualidad. El crustáceo *Limulus* se remonta al comienzo del Triásico inferior, hace 200 millones de años, y se conoce durante la mayoría de los estratos intermedios. Asimismo se encuentran géneros que cubren desde la actualidad hasta el Triásico en otros grupos de animales marinos, como corales, ostracodos, bivalbos, gastrópodos y briozoarios.

Cuanto más "primitivo" sea el grupo de animales mayor suele ser el número de formas que persisten durante largos períodos. Sin embargo, incluso entre los vertebrados más complicados y los artrópodos superiores se han registrado formas de larga persistencia; así se observa, por ejemplo, entre los peces: *Latimeria, Polypterus, Lepidosteus, Amia, Neoceratodus* y los ciclóstomos. Se han producido muy pocos cambios morfológicos en el celacanto y en los peces dipnoos desde el final del período Carbonífero hace 250 millones de años (Schaeffer, 1952; Westoll, 1949). Algunos géneros vegetales análogamente no han cambiado durante largos períodos, como *Gingko* durante 80-100 millones de años. Se conoce incluso una larga persistencia para algunas especies. El pequeño crustáceo *Triops cancriformis* se conoce desde el Triásico superior hasta la actualidad, lo que concede a esta especie una persistencia de unos 180 millones de años.

Lo opuesto a esta inercia evolutiva es la existencia de verdaderos brotes de especiación, como los que encuentran los paleontólogos (Henbest, 1952) y los investigadores de lagos de agua dulce. La familia de foraminíferos Fusulinidae se originó en el Mississippiano posterior, floreció en el Pennsylvaniano y murió en el Permiano, a poco más de los 50 millones de años de haberse originado. En este corto período dio origen a 6 subfamilias, 48 géneros y más de 1 000 especies (Thompson, 1948). Los fusulínidos con frecuencia abundan más en las faunas fósiles de este período que todos los restantes invertebrados contemporáneos juntos.

Las velocidades de evolución pueden ser muy distintas en especies muy emparentadas que vivan en condiciones idénticas. Weismann (1902) señaló hace tiempo que entre las mariposas alpinas que son, evidentemente, reliquias de la época Pleistocena, algunas han alcanzado una diferencia subespecífica desde la separación mientras que otras son todavía inseparables de sus parientes del Ártico. Lo mismo vale para las especies marinas que se escindieron en una población del Pacífico y una población del Caribe cuando se cerró el último estrecho centroamericano al finad de la Pliocena hace unos dos millones de años. Entre los cangrejos, por ejem-

plo, 11 especies se han mantenido idénticas, mientras que 13 especies se han desdoblado en sendos pares de subespecies o species alopátridas.

Los mamíferos fósiles muestran tal vez la transformación más rápida conocida entre las especies (Zeuner, 1946; Simpson, 1953a); las aves, al parecer, cambian mucho más lentamente. La mayoría de las aves no pájaros de la época Miocena pertenecen a géneros modernos y muchas aves de la Pleistocena no pueden ni separarse específicamente.

Pruebas geográficas. La velocidad de transformación puede también determinarse, en lugar de con pruebas fósiles, comparando poblaciones alopátridas que se hayan separado en un período conocido. Se tropieza con las mismas tres dificultades con que nos enfrentamos al evaluar las pruebas fósiles: 1) la fecha de separación puede deducirse sólo por inferencia; 2) sólo pueden estudiarse fenotipos y dejar sin decidir la base genética de las diferencias, y 3) se desconoce el grado de correlación entre la adquisición de diferencias morfológicas y los mecanismos genéticos aisladores. En consecuencia, la edad de la subespecie no nos da, por extrapolación, la edad, de la especie. Permítasenos ilustrar estas dificultades con el ejemplo de algunos casos concretos. El ciervo común británico *(Cervus elaphus scoticus)* evolucionó durante los 8 000 años transcurridos desde que se sumergió el canal de la Mancha. Sin embargo, cuando esta forma se introdujo en Nueva Zelanda asumió, al cabo de una generación o dos, el fenotipo del ciervo de los Cárpatos, diferenciándose más de su tronco parental de lo que difiere el ciervo inglés de la raza del continente. Mucha subespeciación e incluso tal vez especiación (Gentilli, 1949) de Australia se debe al aislamiento de poblaciones, durante un período árido, en bolsas más húmedas ("refugios de sequía") a lo largo de la periferia del continente. Sin embargo, la época del período árido sigue insegura; puede haber sucedido hace 4 000 ó 20 000 años (Keast, 1961). Fechar razas y especies orientales y occidentales de aves europeas es, análogamente, muy discutible. Los pares oriental-occidental de razas *Sitta europaea, Aegithalos caudatus, Pyrrhula pyrrhula* y *Corvus corone* cree Steinbacher (1948) que son de origen post-Pleistoceno, mientras que Stresemann (1919) admite una fecha dentro del Pleistoceno que me parece más probable (Mayr, 1951a). Algunos pares de especies de bosques, como *Certhia familiaris* y *C. brachydactyla* o *Regulus regulus* y *R. ignicapillus*, con frecuencia considerados productos de barreras glaciales, es muy posible que hayan surgido en un período de sequía durante una edad Interglacial o durante la época Pliocena.

Huxley (1942), Mayr (1942), Zeuner (1946) y Rensch (1947) dan datos concretos sobre las edades probables de varias ínsulas. Pueden citarse algunos ejemplos. Cameron (1958) señala que la isla de Terranova en la desembocadura del río San Lorenzo se hizo habitable para los mamíferos hace menos de 12 000 años. De las 14 especies de mamíferos nativos, 10

han evolucionado dando subespecies bien definidas, algunas de las cuales, como el castor de Terranova *(Castor canadensis caecator)* casi es lo bastante distinta para ser considerada como especie aparte. Algunas poblaciones de castores en Terranova se han adaptado a vivir en barrancos virtualmente exentos de árboles, donde habitan balsas cenagosas y se alimentan primariamente de raíces (tubérculos) del lirio acuático amarillo. Algunas especies de mamíferos han desarrollado subespecies endémicas sobre las islas del Gran Lago Salado en Utah, aisladas desde hace 8 000-10 000 años (Marshall, 1940). Todavía más distintos son algunos de los roedores *(Clethrionomys)* de las Hébridas Interiores, aislados hace unos 7 000-9 000 años (Stevens, 1953). Los conejos europeos introducidos *(Oryctolagus cuniculus)* se han diferenciado subespecíficamente en varias líneas en el transcurso de unos 500 años. Razas endémicas del ratón casero *(Mus musculus)* se desarrollaron sobre una serie de islas en tiempos históricos, en un caso hace sólo 100 años (Huxley, 1942). La forma de la isla Faeroe, introducida hace sólo 300 años, se ha hecho tan distinta, que se considera como otra especie por algunos autores. El mono verde del oeste africano *(Cercopithecus aethiops)*, introducido en la isla de Saint Kitts en las Antillas hace unos 300 años, se ha diferenciado en una serie de caracteres (Ashton y Zuckerman, 1950). Una foca encerrada en tierra *(Phoca vitulina mellonae)*, en los lagos al este de la bahía de Hudson, adquirió sus caracteres hace menos de 4 000 años (Doutt, 1942). Pueden suponerse velocidades análogamente rápidas de divergencia racial entre ínsulas humanas, pero no disponemos de datos fidedignos.

Las velocidades de subespeciación en las aves (Mayr, 1951a) muy bien pueden ser más lentas. Sin embargo, las razas endémicas que viven en las islas Anamba y Natuna, entre Borneo y Sumatra, que deben su aislamiento a la formación en el Pleistoceno del banco de Sunda, tienen con seguridad menos de 10 000 años (Stresemann, 1939). Las razas que se desarrollaron en Europa (Salomonsen, 1931) y en Norteamérica (Rand, 1948) como consecuencia de glaciación son considerablemente más antiguas, lo que probablemente también es cierto para la mayoría de las razas de aves que deben su origen a cambios de vegetación en Australia (Keast, 1961).

El número de tasaciones de la edad de las subespecies endémicas es grandísimo, pero pocas bien presentadas. Cuatro especies endémicas de peces evolucionaron en la isla Royale del lago Superior después de un aislamiento de 12 000-25 000 años (Hubbs y Langler, 1949). Velocidades de especiación mucho más rápidas parecen probables en las faunas de peces de los lagos africanos (véase Capítulo XV) y del lago Lanao en las islas Filipinas (Myers, 1960). Una especiación muy rápida desde la glaciación de Wisconsin está indicada por la fauna de peces de los riachuelos y fuentes del desierto del oeste norteamericano (Hubbs y Miller, 1948; Miller, 1950, 1961). Numerosas razas locales e incluso especies parecen

haberse originado desde el último pluvial. Desgraciadamente no puede determinarse el tiempo de aislamiento preciso. Una evolución sumamente rápida en zonas aisladas del desierto se produce en muchos grupos de animales e incluso de plantas. Iltis (1957) cree que la evolución del género vegetal *Oxystylis* endémico en Death Valley se verificó en el tiempo extremadamente corto de 15 000 años.

Se han formado en el norte de Europa durante un período de 8 000-15 000 años nuevas subespecies de saltamontes, mariposas y coleópteros. El orden de magnitud del intervalo es, en líneas generales, el mismo que para los vertebrados. Desgraciadamente ninguna de estas velocidades de subespeciación nos dice mucho de las velocidades de especiación. La diferenciación morfológica que conduce al reconocimiento de subespecies no está a mitad de camino de la adquisición de los mecanismos de aislamiento. Incluso en una especie que tarde sólo 10 000 años en desarrollar una subespecie insular bien definida, pudiera consumirse 100 000 o tal vez 1 000 000 de años en completarse el proceso de especiación. Nuestra ignorancia es casi total.

Velocidad de adquisición de mecanismos de aislamiento

Como especiación significa básicamente la adquisición de mecanismos de aislamiento, un modo de determinar la velocidad de especiación es determinar la velocidad con que las poblaciones geográficamente aisladas adquieren mecanismos de aislamiento. Esto, a su vez, varía de un caso a otro. La frecuencia de zonas de hibridación alopátrida (Capítulo XIII) indica que la especiación normalmente se cumple con lentitud. Stebbins (1950:241) da el ejemplo de que no se han desarrollado barreras de esterilidad entre las poblaciones americana y asiática en ciertos géneros de plantas como *Platanus* y *Catalpa,* a pesar de un aislamiento geográfico que probablemente ha existido durante muchos millones de años. Las especies alopátridas de las ranas australianas, que se cree que están aisladas desde la glaciación de Würm, poseen diferencias relativamente ligeras en las voces de llamada (Littlejohn, 1959).

El otro extremo lo muestran las especies de lagos de agua dulce donde enjambres enteros de especies parecen haber evolucionado durante períodos al parecer de menos de 1 000 000 de años (Capítulo XV). Lo mismo parece suceder en especies de fuentes de desierto (Miller, 1948, 1961). La escala de tiempos, desgraciadamente, es muy hipotética; sin embargo parece muy posible que puedan originarse nuevas especies en condiciones especialmente favorables en mucho menos de 100 000 años (tal vez en períodos más cortos en varios órdenes de magnitud).

También está sin resolver el problema del grado de correlación entre velocidad de cambio filético y velocidad de especiación. El cambio filético, como tal, está afectado por la longitud de generación, velocidad de mutación, variabilidad fenotípica, estructura del genotipo (sistema genético), tamaño de población, sistema de cría y relación con el medio (véase Capítulo XIV y Simpson, 1953a). Se desconoce todavía en gran parte el grado en que la velocidad de especiación se ve afectada por estos factores.

Parece probable que la especiación se produzca lentamente, a igualdad de las restantes condiciones, en ausencia de revoluciones genéticas. Donde está implicado un mero aislamiento por distancia, o donde se rompe la continuidad de dos partes de un ámbito primeramente continuo, la selección tenderá a impedir la destrucción de la cohesión genética, a pesar de la fuerza centrífuga de la mutación y de la adaptación ecotípica. Incluso aquí es inevitable la evolución última de mecanismos de aislamiento como subproducto de la divergencia genética constante. Sin embargo puede tratarse muy bien de una cuestión de millones de años.

La situación es totalmente diferente en el caso de poblaciones que hayan experimentado una revolución genética. Donde una población al pasar a través de un "cuello de botella" haya adquirido traslocaciones, fusiones (o disociaciones) cromosómicas, inversiones pericéntricas, y otros cambios cromosómicos estructurales, probablemente se acelera mucho la adquisición de mecanismos de aislamiento (Capítulo XVII). No me sorprendería que, en estas circunstancias, pudieran surgir nuevas especies en un período de sólo millares o incluso centenares de años. La constelación precisa de factores que habría de darse para permitir tal especiación rápida es, sin embargo, lo bastante improbable (en sentido estadístico) para suponer que tal velocidad rápida ha tenido que ser sumamente rara. Lo que en todo caso es seguro es que no hay una velocidad "standard" de especiación. Cada caso es diferente y enorme el margen entre los extremos posibles.

Factores que afectan la velocidad de la multiplicación de las especies

Formación de discontinuidades. Tal vez la generalización más amplia que pueda deducirse de todas las cifras sobre la velocidad de especiación es que esta velocidad depende de una interacción de varios factores y por ello es distinta en cada especie y género. Alguno de estos factores ya se ha discutido; otros se mencionarán ahora. Por ejemplo, entre las aves, las especies de tamaño grande, como las garzas, cigüeñas y halcones, suelen tener menos subespecies e ínsulas, pero con ámbitos más amplios que los pájaros. Esto también parece extenderse al pasado geológico sin cambios que pasen del nivel de la especie (Miller, 1944b; Howard, 1950). Las aves sedentarias poseen, por término medio, doble número de subespecies que las especies migratorias. Las aves arbóreas como los vireos y carriceros tienen menos subespecies por especie que las aves, como los escribanos y

las alondras, que viven en el suelo. El número de ínsulas constituiría una cifra más significativa que el número de subespecies pero desgraciadamente no se conoce para muchas especies (véase Keast, 1961). Un elevado número de subespecies indica, sin embargo, una considerable localización de las poblaciones y un flujo de genes reducido, factores ambos que favorecen la especiación. En un estudio de aves del desierto, Hoesch (1953) mostró que en cinco especies de alondras y escribanos, que necesitan agua, cada una sólo tiene una subespecie en el sudoeste de África mientras que otras seis especies que son independientes del agua tienen por término medio cuatro subespecies en la misma región. Las especies que son independientes del agua son mucho más sedentarias que las especies dependientes. Comparando las velocidades de especiación de dos grupos de salamandra, Wahlert (1957) encontró que los Ambystomatoides, que normalmente desovan en aguas estancadas y en consecuencia suelen vivir en una comarca relativamente llana, han formado una sola familia con seis géneros y en conjunto unas 40 formas. Sin embargo, los Plethodontoides, que viven en terreno montañoso y están fácilmente separados por barreras, han formado numerosas familias y subfamilias con unos 26 géneros y más de 200 especies y subespecies. La diferencia en la estructura de población en los dos grupos de salamandra se ve reflejada por la cantidad de especiación.

Ningún otro grupo de animales tiene tan gran número de especies como los insectos. La razón debe ser la frecuencia excepcionalmente alta con que consiguen la especiación, ya que la supervivencia de la especie no es evidentemente ni con mucho tan larga como en algunos otros tipos de organismos, por ejemplo en los braquiópodos o pelecípodos. La gran potencialidad de los insectos para formar especies puede ayudar a responder a esta situación enigmática. Un elevado porcentaje de especies son o "específicas de huésped" (vinculadas a una sola especie de plantas) o al menos oligófagas. De hecho, varias especies diferentes pueden existir en diferentes partes de la misma planta huésped, en los capullos florales, en la parte superior del tallo, en la parte inferior del tallo o en el tronco de la raíz. Tres especies diferentes de ácaros del género *Acarapis* ocupan tres regiones corporales distintas de la misma especie huésped, la abeja melífera. Varias especies pueden, pues, utilizar recursos que en diferentes circunstancias estarían ocupados por un solo polífago o por especies ecológicamente versátiles en otro sentido. La pérdida de las alas y, en consecuencia, de movilidad se ha traducido en un brote de especiación de coleópteros y saltamontes sin alas.

La movilidad y la capacidad de seleccionar el nicho adecuado han dado a los animales oportunidad para una elevada especialización sin peligro de perder cigotes colonizando situaciones inconvenientes. Los insectos han utilizado esta potencialidad en mayor grado que ningún otro grupo animal y ésta es la razón para su elevado grado de especiación. En el otro extremo se encuentra la especie *Homo sapiens*, que puede vivir en todos los medios desde el Polo al Ecuador, que prospera con una dieta de carne pura (esquimales) o con una dieta vegetariana virtualmente pura, que puede vivir como cazador, vagabundo, granjero, obrero industrial, ministro o físico teórico. ¿Qué otro nicho habría disponible si el hombre estuviera dispuesto a formar especies?

Los organismos de agua dulce parecen corresponder a dos grupos. Los que viven en masas de agua permanentes, con su aislamiento relativamente grande unos de otros, tienden a poseer una elevada velocidad de especiación. Por otra parte, las especies que han conseguido colonizar masas de agua temporales poseen en general unas capacidades de dispersión tan soberbias que toda su población mundial puede ser casi panmixta. Las islas pequeñas son lo equivalente a las pequeñas masas de agua. Los pequeños islotes de coral del Pacífico están ocupados en proporción considerable por una fauna sumamente difundida y aparentemente invariable al pasar de una isla a otra. Las poblaciones locales pequeñas están continuamente manchadas por inmigrantes del exterior. Existe poco aislamiento y no mucha especiación.

Si uno postula que la frecuencia de especiación depende en grado considerable de la frecuencia de nichos sin ocupar, cabría esperar muy poca especiación en el océano con su medio considerablemente estable y la escasez de barreras. Lo poco que sabemos acerca de la especiación en los animales marinos parece confirmar la verdad de este supuesto. Sin embargo, las barreras no faltan totalmente. Las especies bentónicas, de aguas someras o de mar profundo, poseen poblaciones de especies que con frecuencia se desdoblan en ínsulas por barreras geográficas (Mayr, 1954b). Aunque la especiación sea lenta, es regular y constante en estas faunas. La especiación en animales pelágicos plantea más de un problema. Sin embargo, están adaptados a aguas de temperatura, salinidad, y presión particulares y por tanto se asocian con masas de agua bien definidas que a su vez están confinadas en depósitos oceánicos definidos. Es probable que las condiciones físicas de estas masas de agua produzcan barreras de distribución que a su vez son responsables de la especiación en estas formas pelágicas (Brinton, 1959). La importancia relativa de los diversos factores potenciales no se ha determinado todavía (Harding y Tebble, 1962).

Las especies que difieren en su tolerancia ecológica, difieren en su capacidad para la especiación.

Una especie que sea tan estricta en sus exigencias que sólo pueda sobrevivir en el mismo estrecho nicho ecológico que antes poseyera... tiene poca probabilidad de fragmentarse en varias especies. Lo mismo puede decirse del otro extremo, de una especie con elevada capacidad de dispersión y tan tolerante ecológicamente que pueda prosperar en todo nicho concebible, como por ejemplo el hombre. Una especie que posea exigencias bastante específicas en un tipo de localidad dada, pero que sea

suficientemente plástica para poder desplazarse a un nuevo nicho ecológico cuando colonice nuevas regiones geográficas es la que posee mayor probabilidad de formar especies (Mayr, 1951a).

Miller (1956), en un análisis de especiación en el oeste de Norteamérica, ha llegado con independencia a conclusiones semejantes. Las especies con una cantidad intermedia de tolerancia ecológica muestran la máxima cantidad de especiación incipiente.

Tal vez podamos dar un paso más. Hay pruebas de que las especies circunstancialmente pasan por una fase de expansión rápida y de gran aumento de tolerancia ecológica. Al finalizar tal período de rápida expansión del ámbito, esta especie, como, por ejemplo, entre las aves australianas, el martin pescador sagrado *(Halcyon sancta)* o el silbador rufo *(Pachycephala rufiventris)*, está tan difundido y tan uniformemente dentro de su zona de habitat que ha tenido poca probabilidad de formar ínsulas. Sin embargo, pueden cambiar las condiciones especiales que hacen que una especie tenga éxito en un momento dado. La especie entonces puede perder parte de su tolerancia ecológica y puede retirarse a refugios aislados. El ámbito continuo se transformará en ámbito fragmentado y en lugar de un solo conjunto de poblaciones conectadas existirá una serie de ínsulas geográficas. Hay indicios de que mucha especiación se deba a tal alternancia entre una fase con éxito y una fase fragmentada en el ciclo de una especie.

En períodos de rápido cambio de condiciones, varias o muchas especies pueden presentar ciclos sincrónicos de expansión o contracción. Esto, en parte, puede explicar algunos de los períodos de especiación rápida o de especiación estancada que describen los paleontólogos (Henbest, 1952). Un período de condiciones de trastorno puede iniciar una vasta extinción, como la experimentada por los tetrápodos terrestres al final de los períodos Triásico y Cretáceo (Colbert, 1958) y por muchos invertebrados marinos durante el Permiano. Tales extinciones, cualquiera que sea su causa, deben haber dejado muchos nichos vacantes que favorecieron un aumento en la velocidad de especiación durante el siguiente período. La importancia de la disponibilidad de nichos ecológicos vacíos no puede encontrar mejor ejemplo que el verdadero brote de especiación de insectos que siguió al nacimiento de las angiospermas.

A veces se plantea la cuestión de si alcanza el tiempo de la historia geológica de la tierra para producir los millones de especies de animales y plantas que se sabe que viven y han vivido sobre la tierra. Sin embargo, unos cuantos cálculos sencillos muestran que la duda no tiene ningún fundamento. Si una especie produjera sólo cuatro nuevas especies cada 3 millones de años, la mitad de las cuales se extinguieran sin especiación ulterior, existirían unas 650 000 especies al cabo de 50 millones de años y

esta suma se doblaría cada 3 millones de años. Esto no supondría en modo alguno una velocidad particularmente rápida de especiación puesto que las especies parecen surgir, con frecuencia, en menos de 1 millón de años en grupos que se "especien" normalmente y las especies pueden brotar en la periferia de una especie parental en muchos lugares distintos. El gran número de ínsulas geográficas (Capítulo XVI) que ha sido revelado por el análisis sistemático apoya este punto de vista.

Una serie de generalizaciones amplias parece surgir del análisis de la pauta de especiación en los diversos grupos de animales. La rapidez con que una ínsula se transforma en una especie distinta depende del área de la región aislada (número de demos que contiene), de la capacidad de la población de desplazarse a un nuevo nicho, de la presión de selección a la que está expuesta la población aislada, y de la eficacia del aislamiento. Esto a su vez depende de la distancia desde las fuentes potenciales de inmigración y de la eficacia de dispersión de la especie. A esto hay que sumar los factores genéticos y citológicos que se han discutido en el Capítulo XVII. Aunque cada uno de estos factores es importante, es igualmente cierto que su importancia relativa varía de un caso a otro.

Capítulo XIX

ESPECIES Y EVOLUCIÓN TRANSESPECÍFICA

La naturaleza y causa de la evolución transespecífica ha sido objeto de mucha controversia durante la primera mitad del siglo. Los defensores de la teoría sintética sostienen que toda la evolución se debe a pequeños cambios genéticos, conducidos por selección natural, y que la evolución transespecífica (Rensch, 1947) no se debe sino a una extrapolación y amplificación de los acontecimientos que se verifican dentro de poblaciones y especies. Sin embargo, una minoría bien informada que incluye autoridades destacadas como el genético Goldschmidt (1940, 1948a, 1952a) el paleontólogo Schindewolf (1950b) y los zoólogos Jeannel (1950), Cuénot (1951) y Cannon (1958) sostienen que ni la evolución dentro de la especie ni la especiación geográfica pueden explicar los fenómenos de la "macroevolución" o, mejor dicho, de la "evolución transespecífica". Estos autores sostienen que el origen de los nuevos "tipos" y de los nuevos órganos no puede explicarse por los hechos conocidos de genética y sistemática. Como explicaciones posibles, proponen dos que están en desacuerdo con la teoría sintética: los saltos (el origen brusco de nuevos tipos) y las direcciones intrínsecas (ortogénesis).

No se propone este volumen, que centra la atención en los problemas evolutivos de la especie, refutar estas teorías y estudiar con detalle todo el campo de la evolución transespecífica. Lo ha hecho soberbiamente Simpson (1953a) que destaca las pruebas paleontológicas y Rensch (1947, 1954, 1960a) que destaca las pruebas zoológicas generales. Otros aspectos han sido considerados por Heberer (1957) y por participantes en las conferencias de Princeton (Jepsen, Mayr y Simpson, 1949), Cold Spring Harbor (1959) y Chicago (Tax, 1960a). Todos concuerdan en que, esencialmente, los mismos factores genéticos y selectivos son los causantes de los cambios evolutivos en los niveles específico y transespecífico y que es erróneo distinguir entre las causas de la micro y macroevolución. Si se usan estos términos no deben considerarse sino como descriptivos. Las manifestaciones de la evolución transespecífica son, sin duda, en muchos respectos, di-

ferentes de la evolución intraespecífica aunque los mecanismos subyacentes sean los mismos. En este capítulo sólo discutiremos con detalle los fenómenos macroevolutivos cuyo estudio contribuya al de las especies. Para el tratamiento de otros aspectos de la evolución transespecífica, como velocidades, direcciones, degeneración, origen de los fila en el período precambriano y el origen de la vida nos remitimos a los autores señalados.

Simpson, no sólo ha mostrado muy claramente que los fenómenos transespecíficos pueden interpretarse en términos de los hechos y teorías conocidos de genética, sino que ha demostrado que la mayoría de las teorías evolutivas aberrantes se basan en concepciones equivocadas del curso real del cambio evolutivo. Algunas de las más brillantes de estas concepciones erróneas son: que la evolución es normalmente rectilínea (ortogenética), que los nuevos tipos entran en existencia con todas las características que el "tipo" muestra después de haber alcanzado madurez evolutiva, que las velocidades evolutivas son constantes y que las formas ancestrales de nuevas líneas son sencillas y no especializadas.

Una consideración por el sistemático (de especies recientes) de los problemas relacionados con el origen de nuevas categorías superiores, completa en muchos aspectos el estudio del paleontólogo y del anatómico comparado. Plantear el problema de la macroevolución en términos de especies y poblaciones como "unidades de evolución" descubre problemas antes pasados por alto y a veces permite destacar aspectos diferentes. Thoday (1953) señala que las especies no son necesariamente la unidad esencial de la evolución. Por ejemplo, donde las barreras de aislamiento se rompen fácilmente de modo que sea frecuente la hibridación introgresiva o la alopoliploidia, la unidad de evolución comprenderá más de una especie. Por otra parte, en organismos asexuales el individuo es la unidad de evolución. Entre estos extremos existen todos los posibles intermedios. La falta de acuerdo entre las especies taxonómicas y las unidades de evolución es, en conjunto, mucho mayor en las plantas que en los animales superiores, en los que es rara la asexualidad permanente y suele ser un paso irreversible el alcanzar el nivel de especie.

La especie como avanzada evolutiva potencial

El papel clave que la especie desempeña en el proceso evolutivo está basado en los siguientes hechos. Toda especie: 1) es un agregado diferente de genes que regula un sistema epigenético único, 2) ocupa un nicho único, y ha encontrado su propia respuesta específica a las exigencias del medio, 3) es en algún grado polimorfa y politípica, capaz, por tanto, de ajustarse a cambios y variaciones de su medio total, y 4) está siempre dispuesta a hacer brotar poblaciones que exploren nuevos nichos. Especies enteras o po-

blaciones separadas de una especie pueden, en un momento dado, *a*) adquirir una nueva combinación de genes, un nuevo sistema epigenético que constituya una nueva adaptación, más útil, al medio, o *b*) desplazarse a un nuevo nicho ecológico que sea tan favorable que constituya una zona adaptativa totalmente nueva (Simpson, 1944); el desplazamiento genético y ecológico suelen ir de la mano. Toda población que efectúe tal desplazamiento es una avanzada evolutiva y puede constituirse en fundadora de un nuevo tipo, de una categoría superior.

No puede nunca insistirse lo suficiente en que la población es, en último término, la clave de todo problema evolutivo y que toda teoría evolutiva que pretenda dejar de lado la consideración de las poblaciones está condenada al fracaso. La debilidad fatal de las teorías del salto es que operan con individuos mutados. En realidad no es en el individuo sino en la población local donde la selección aumenta o disminuye ciertos genes y combinaciones de genes; es la población local la que se condiciona a las nuevas costumbres y puede adquirir nuevas preferencias ecológicas; es la población local donde se verifica toda concurrencia intraespecífica y la que, a su vez, entra en competencia con sus concurrentes simpátridas. En pocas palabras, es en la población local donde se encuentra la clave de la solución de todo problema evolutivo. Toda categoría superior debe haberse originado, en último término, como población local de una especie. La tarea que se nos ofrece, es, pues, analizar los pasos por los que una población puede haberse constituido en una categoría superior, en un nuevo tipo.

El origen de un nuevo tipo

Diferentes formas de vida se designaban como "tipos" por los anatómicos comparados del siglo pasado e incluso anteriomente. Los murciélagos, ballenas, aves, pingüinos, caracoles, erizos de mar y restantes suertes bien conocidas de animales y plantas son tales tipos, Remane (1952), Heberer (1957) y Simpson (1953a, 1961) han discutido las diversas categorías de tipos admitidas en la literatura filogenética. Construcciones puramente metafísicas, como los arquetipos de los morfólogos idealistas, que se basaban en el concepto platónico de la idea (eidos) han introducido tal confusión que los sistemáticos ahora usan el término tipo * (si lo usan), sólo en el sentido, estrictamente descriptivo de la totalidad de características de una categoría taxonómica dada. Existe, pues una esencial coincidencia entre tipos, las taxa sistemáticas que ellos representan, y las estructuras que los caracterizan. Es evidente que el origen de nuevos tipos, el origen de nuevas características morfológicas y de otras características biológicas,

* Para el uso del término en nomenclatura zoológica véase Mayr, Linsley y Usinger (1953).

y el origen de las taxa superiores son tres problemas que no pueden separarse entre sí. Toda contribución que se haga a uno de los tres problemas contribuye a resolver los otros dos.

Cuando se intenta explicar el origen de un tipo nuevo, diferente, encontramos la dificultad de definir, sin ambigüedad, el término "tipo diferente". Un ave constituye, con seguridad, un tipo diferente de un reptil terrestre, y un pingüino un tipo diferente de un albatros, pero el pingüino emperador *(Aptenodytes forsteri)*, con su soberbia adaptación a la vida rigurosa del hielo antártico es también un tipo bastante diferente de los pingüinos pequeños que anidan en cavidades de la zona templada meridional e incluso de su primo subantártico, el pingüino real *(A. patagonicus)*. ¿Toda especie verdadera no es un tipo distinto considerando las numerosas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de otra índole al nicho singular que ocupa (Capítulo IV)? ¿De hecho, todas las pruebas disponibles no sugieren que las diferencias entre tipos menores y mayores no son simplemente sino cuestión de grado? Toda especie es un género nuevo incipiente, todo género una familia nueva incipiente, y así sucesivamente. Y lo mismo puede decirse desde el punto de vista ecológico: existe una gradación insensible desde el nuevo nicho a la nueva zona adaptativa. Y probablemente nunca podrá predecirse cuándo un nicho nuevo es un callejón sin salida y cuándo es la entrada a una nueva zona adaptativa. Simpson (1953a) dice muy correctamente: "el acontecimiento que conduce de inmediato o después al desarrollo de una categoría superior es la ocupación de una nueva zona adaptativa", y continúa, "cuanto más ancha sea la zona, más elevada será la categoría *cuando se desarrolle por completo*", sin embargo, el nuevo ocupante cuando entra en la zona apenas diferirá —si difiere— de la población parental.

Las categorías superiores con que se encuentra el investigador de filogenia son, órdenes, clases y fila, pero éstas están demasiado "desarrolladas por completo" para decirnos mucho acerca del primer origen de una categoría superior. Por este motivo, hemos de estudiar las categorías inferiores que son categorías superiores incipientes,* como son familias, géneros y especies. Para las especies ya hemos mostrado (Capítulo XVI) cómo se originan a partir de ínsulas geográficas por la adquisición, no sólo de mecanismos de aislamiento, sino también de una diferenciación de nichos suficiente para que sean capaces de coexistir con la especie parental o con especies hermanas. Y algunas de estas especies son de hecho lo bastante diferentes para poder ser calificadas como categorías superiores potenciales. Cuando disponemos en un mapa la distribución de géneros monotípicos encontramos ocasionalmente que no son nada más que ínsulas geográficas

* "Superior" hablando de categorías es una designación muy subjetiva. Un paleontólogo difícilmente designará una categoría por debajo de la de orden como categoría superior, en tanto que los neontólogos a veces se refieren a las especies politípicas como categorías superiores.

muy diferenciadas. Mayr (1942) ha citado casos de éstos, de variación geográfica de caracteres genéricos. Por ejemplo, el género de palomas *Serresius* de las islas Marquesas no es más que una subespecie glorificada de *Ducula pacifica*; en *Myiagra ferrocyanea* de las islas Salomón, la anchura de los bordes del pico en varias subespecies varía desde el pico estrecho de un zarcero al pico ancho de un papamoscas. Vaurie (1952) señala el caso de la variación geográfica de la especie de papamoscas *Rhinomyias gularis*

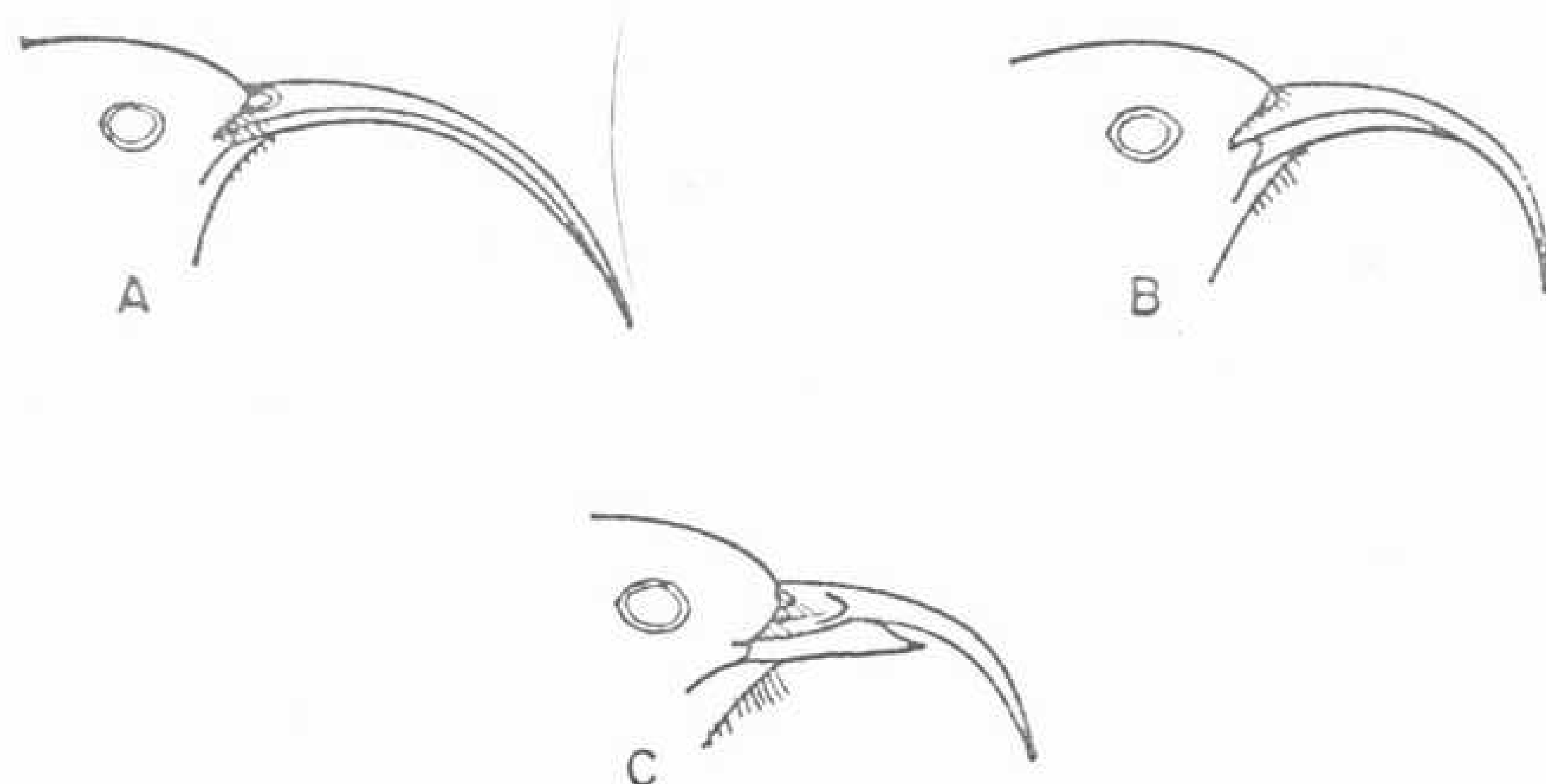


Fig. XIX-1. Variación geográfica de la función del pico en el trepador melífago *Hemignathus lucidus*. A = *H. o. obscurus*; B = *H. lucidus hanapepe*; C = *H. lucidus wilsoni*. (Según Amadon, 1947.)

que constituye el puente entre la familia de los papamoscas (Muscicapidae) y la de los zorzales (Turdidae). De hecho, si la estrecha relación entre las subespecies no fuera notoria por la pauta de color y la distribución, habría la tentación de clasificar algunas de las subespecies de esta especie con los papamoscas y otras con los zorzales. En la familia de los drongos (Dicruridae) cada carácter genérico varía geográficamente (Mayr y Vaurie, 1948) y varias razas de *Dicrurus hottentottus* originalmente se consideraron géneros distintos. En las islas Célebes los Sarasin (1899:229) encontraron que diversos presuntos géneros o subgéneros de caracoles estaban conectados por poblaciones intermedias y resultaban no ser sino subespecies de una sola especie politípica, como por ejemplo sucede en *Nanina cincta* (Lea). En el perezoso *Choloepus didactylus* las razas geográficas difieren en el número de vértebras, carácter que habitualmente se considera en los mamíferos distintivo de categorías superiores. En algunos grupos de mamíferos existe variación geográfica en el número de premolares o molares mientras que, en otros, este número es un carácter fijado para toda la categoría superior. Las razas geográficas de *Terrapene carolina* difieren en el número de uñas y falanges (Baur, 1893).

Uno de los casos más espectaculares de la variación geográfica de un

carácter básico ha sido descrito por Amadon (1947). En el género hawaiano *Hemignathus* (trepadores melífagos) el pico es largo y fuertemente curvado (Fig. XIX-1). En la especie *H. obscurus* la mandíbula inferior es casi tan larga como la superior; en *H. lucidus* es algo más corta y gruesa. Cuando trepa por los troncos de los árboles a la busca de insectos, el ave utiliza su pico singular para alzar o hacer saltar pedacitos de corteza con la mandíbula inferior más pesada. El desarrollo da un paso más en *H. (lucidus) wilsoni*, el representante geográfico de *lucidus* en la isla de Hawai. En él la mandíbula inferior se ha hecho recta y pesada y se utiliza, a modo del pico carpintero como un escoplo lo que abre un nicho totalmente nuevo al ave. Esta población era mucho más numerosa que ninguna población de *lucidus* en las otras islas y tenía todas las marcas de un nuevo "tipo".

El pavo ocelado *("Agriocharis")* del Yucatán es un representante geográfico muy divergente del pavo común *(Meleagris)*. En el género de erizo de mar *Brissus*, dos de las seis formas alopátridas del Pacífico, las de Nueva Zelanda y del Japón, difieren tanto de las otras en los dientes de los pedicelarios globíferos que los especialistas las han situado en géneros distintos. La descripción de razas geográficas como géneros diferentes también se ha observado en botánica sistemática. Recientemente he encontrado un caso en la especie de crucífera *Smelowskia borealis* (Drury y Rollins, 1952).

Puede objetarse que tales géneros no cuentan, que no son géneros verdaderos sino meros artefactos del taxonomista. Es cierto que son géneros en un sentido taxonómico restringido, basados en caracteres taxonómicos que, si se eligen mal, pueden conducir a error. Sin embargo no hay modo alguno de determinar, en la mayoría de los casos, a qué presión selectiva debe la ínsula su carácter "genérico" peculiar ni si no es la llave para entrar en una nueva zona adaptativa. Incluso los caracteres denominados artificiales con frecuencia poseen el sello de un complejo adaptativo.

El origen geográfico de los géneros es mucho más frecuente de lo que podría deducirse de la literatura. La ocultación de este hecho interesante es, en gran parte, culpa del taxonomista. Si una población alopátrida es notoriamente diferente puede registrarla en la literatura como un género distinto sin destacar su origen evidente por especiación geográfica. Cuando no es tan diferente, puede considerarlo como una subespecie como hicieron los esposos Sarasin con *Nanina cincta*, sin destacar que la variación geográfica ha producido lo que suele considerarse como un carácter genérico. Merecería la pena que los taxonomistas reconsideraran su material y aportaran nuevos casos de este fenómeno a la atención de los evolucionistas. En el caso de la mayoría de los géneros, la superposición geográfica entre especies se completa antes que se desarrollen caracteres genéricos.

La adaptabilidad de los caracteres taxonómicos

La cuestión de la adaptabilidad, del "valor selectivo", de los caracteres taxonómicos ha constituido una fuente de acerba polémica desde los días de Darwin. Hoy es posible efectuar un análisis mucho más objetivo del que entonces era posible. Un análisis estricto ha descubierto cada vez más que los caracteres taxonómicos "inútiles", "perjudiciales" y "neutros" proporcionan ventajas selectivas ocultas. Por otra parte, es igualmente cierto que no todas las diferencias entre especies y géneros ni ciertos caracteres de diagnóstico de categorías superiores son necesariamente el resultado de una selección *ad hoc* para un componente particular del fenotipo.

Para usar como ejemplo *Drosophila:* todas las especies conocidas de este género, más de 600, poseen tres cerditas orbitales en cada lado de la cabeza, y la anterior de estas cerditas es siempre proclinada (encorvada hacia adelante), mientras que las otras dos son reclinadas (inclinadas hacia atrás). Ahora bien, ¿por qué este carácter se conserva tan tenazmente en tantas especies? ¿Es realmente importante para las moscas de este género tener una de las cerditas proclinadas y las dos restantes reclinadas? (Dobzhansky, 1956a).

Habitualmente hay numerosas rutas abiertas para realizar un cierto fin biológico y dependerá de la constitución genética particular de la especie incipiente la ruta determinada que se elija. Nada puede incorporarse al fenotipo que decididamente disminuya la adaptación, pero, para citar un ejemplo, la presa que elige una avispa parásita, cómo la manipula, la construcción y aprovisionamiento de las celdillas de cría, y muchos otros aspectos del ciclo de vida y de la conducta del insecto tienen componentes que están "permitidos" por la selección natural antes que dictadas por ella. Se trata de respuestas "correlacionadas" de selección para otros componentes del fenotipo. Sólo los partidarios de la hipótesis de "un gene, un carácter" insisten en que todo aspecto del fenotipo es resultado de una selección *ad hoc*.

Preadaptación

Para poder entrar en un nuevo nicho o zona adaptativa con éxito una especie debe estar preadaptada para hacerlo. El término "preadaptación" fue troquelado por Cuénot durante el apogeo del mutacionismo. Todo cambio evolutivo creían los primeros mendelianos que se debe a saltos principales y el nuevo "monstruo con porvenir" (como Goldschmidt lo llamó después) estaba o preadaptado para un nuevo nicho o condenado a extinción inmediata. Este concepto de la preadaptación, refutado por Simpson (1951a) y por otros autores, ha sido abandonado por la teoría moderna de

la evolución gradual.* Sin embargo un concepto modificado de preadaptación resulta útil en la biología evolutiva: se dice que un organismo está preadaptado si es capaz de desplazarse hacia un nuevo habitat; una estructura está preadaptada si puede asumir una nueva función sin interferir con la función original. Bock (1959b) ha discutido críticamente los aspectos preadaptados de las estructuras. Todo tipo de desplazamiento puede conducir a la ocupación de una nueva zona adaptativa.

La invasión de nuevas zonas adaptativas. Los desplazamientos de habitat de naturaleza menor, como los de las ínsulas geográficas estudiados en el Capítulo XVI, exigen poca preadaptación especial y poseen poco potencial evolutivo. En el otro extremo se encuentran desplazamientos de importancia fundamental como los de la vida acuática a la terrestre, o de la vida terrestre a la vida aérea. Tales desplazamientos sólo son posibles para el poseedor de una combinación de características sumamente improbable y ésta es la razón de la poca frecuencia de tales desplazamientos. Consideremos, por ejemplo, el desplazamiento del agua a la tierra. Aunque la superficie de la tierra constituye un ambiente tan favorable y diverso que el 85-90 por ciento de todas las especies de animales vive sobre la tierra, todos pertenecen a sólo 3 de los 35 fila de animales conocidos: los artrópodos, los moluscos y los vertebrados superiores. Las razones de la poca frecuencia de este desplazamiento ecológico se deducen de las consideraciones siguientes (Rensch, 1947).

1) *Peso.* El agua es 800 veces más pesada que el aire. Sólo animales con un esqueleto o armadura fuerte pueden hacerse terrestres. Una medusa no necesita apoyo en agua pero se derrumba completamente en cuanto se pone en tierra. La locomoción ciliar, tan frecuente en agua, es inútil en el aire. El movimiento en tierra exige músculos fuertes.

2) *Protección contra el medio.* Un animal terrestre debe estar protegido contra el peligro de desecación y contra fuertes fluctuaciones de temperatura. Existe un premio selectivo alto en favor de la piel fuerte, de armaduras o de escamas.

3) *El sistema excretor.* La vida permanente en tierra en comparación con una existencia anfibia exige la excreción de productos metabólicos terminales de un modo que se reduzca la pérdida de agua al mínimo.

4) *El sistema respiratorio.* Debe ser posible para el animal captar oxígeno del aire.

5) *Órganos de los sentidos.* En tierra hay mucho mayor necesidad que en el agua de órganos de los sentidos que sean eficaces a larga distancia, en particular entre los animales terrestres que se mueven de prisa; de aquí el desarrollo de la visión y audición a larga distancia.

* Casos de preadaptación en el sentido Cuénot se producen circunstancialmente como el del gene para el melanismo en polillas procedentes de distritos industriales y ciertos genes fisiológicos (Huxley, 1942).

Aunque todas estas preadaptaciones continuaron perfeccionándose debido a la creciente presión de selección, tan pronto como se adoptó el modo de vida anfibio, sin embargo, el comienzo mismo de una vida anfibia es imposible sin una preadaptación mínima. Determinadas especies, géneros y familias de muchos otros fila han ido a tierra, como ciertos turbelarios (planarios terrestres), nemertinos, rotíferos, ostrácodos, nemátodos, oligoquetos (lombrices de tierra) y sanguijuelas terrestres. Sin embargo, todos estos animales se ven forzados a vivir en un ambiente húmedo; ninguno ha conseguido hacerse verdaderamente terrestre. A pesar de todas las preadaptaciones, el desplazamiento de los tetrápodos del agua a la tierra fue un proceso lento y penoso. Los primeros reptiles verdaderamente terrestres no aparecieron hasta unos 60-75 millones de años después de haberse originado los tetrápodos (Romer, 1957).

Cada uno de los grupos principales de animales terrestres ha intentado, antes o después, volver a invadir el océano. Entre los reptiles tenemos, por ejemplo las tortugas de mar, las serpientes de mar, varios cocodrilianos parcialmente marinos, una iguana marina de las islas Galápagos y cuatro órdenes marinos de reptiles fósiles. Entre los mamíferos tenemos las focas, los cetáceos, los manatís y las nutrias. Entre las aves se encuentran el *Hesperornis* extinto, los pingüinos, los mérgulos, los petreles buceadores, y algunos grupos semimarinos como los cormoranes. Es interesante que de más de 800 000 especies de insectos sólo un grupo de quironómidos haya podido volver a invadir el océano, aunque algunos chinches de agua *(Halobates)* viven sobre la superficie del mar.

La mayoría de las invasiones de nuevas zonas adaptativas no exigen una serie de preadaptaciones tan formidable como el desplazamiento del agua a la tierra. Para llegar a ser un miembro de la rica fauna que Remane (1951) descubrió en los espacios intersticiales de la arena del fondo del mar, los requisitos principales previos eran el pequeño tamaño, una capacidad de tolerar escasez temporal de oxígeno, y ciertos tipos de locomoción. Este habitat extraordinario ha sido colonizado por algunos celentéreos, moluscos, holotúridos, un briozoario solitario móvil, varios crustáceos y nemertinos y constituye una de las regiones principales de radiación para los turbelarios, gastrotricos, arquianélidos, copépodos, nemátodos y ciliados. La colonización de agua dulce por formas de agua salada y viceversa implica de modo primario preadaptaciones del metabolismo del agua y sal.

A veces no se implica una invasión activa de un nuevo habitat sino sólo una capacidad de sacar provecho de un desplazamiento climático o de vegetación. Así ha sucedido cuando alguna estirpe de caballos ramoneadores comenzó a alimentarse de hierba (las praderas habían existido ya hacía millones de años) y dieron origen a la próspera rama de los caballos modernos.

El origen de un nicho nuevo constituye invariablemente un estímulo para que se originen tipos que habiten este nicho. La evolución de plantas terrestres precedió a la evolución de faunas terrestres. La propagación de las angiospermas fue seguida por la evolución explosiva de insectos y de animales insectívoros. Y el origen de todo tipo de organismos superiores va seguido casi invariablemente por el origen de algunas nuevas especies de artrópodos, helmintos o protozoarios parásitos. Entre las 40 000 especies de animales que viven en Alemania (Arndt, 1941) no menos de 10 000 son parásitas de las restantes 30 000.

Todo desplazamiento principal de habitat es un experimento evolutivo. Cada una de las ramas prósperas del reino animal, por ejemplo los insectos, los tetrápodos o las aves, es el producto de uno de tales desplazamientos cuyo paso decisivo muy probablemente lo cumplió una sola especie. "Sin embargo, no todos los desplazamientos de este tipo tienen el mismo éxito. Ninguna radiación adaptativa espectacular siguió a la invasión del nicho de arena por un celentéreo. El desplazamiento de un carnívoro (panda gigante) a una dieta herbívora no ha ido seguida por un nuevo brote filogenético... Los canguros arborícolas, la vuelta de una línea de marsupiales terrestres especializados a la vida arbórea, análogamente parece haber alcanzado un callejón sin salida evolutivo" (Mayr, 1960). No todo experimento evolutivo constituye un éxito; en realidad, la mayoría son fracasos.

Avanzadas generalizadas o especializadas

Es difícil sentar generalizaciones válidas respecto a las posibilidades evolutivas de varios tipos. Las formas gigantes generalmente tienen poco horizonte y suelen extinguirse rápidamente. Impresionado por el fracaso evolutivo de los pterodáctilos, dinosaurios y titanoterios, Cope (1896:172) propuso la "ley del no especializado" según la cual toda especialización constituye un callejón sin salida y sólo cabe esperar un progreso evolutivo genuino de formas sencillas, no especializadas. Tan amplia generalización no está sostenida por los hechos. De hecho, casi todos los brotes evolutivos principales se han realizado por formas especialmente preadaptadas y por consiguiente sumamente especializadas. Así sucede con los peces que dieron lugar a los tetrápodos y con los reptiles de que resultaron las aves y mamíferos. Hay que admitir que muchas de las formas generalizadas han sobrevivido durante largo tiempo pero la mayoría de ellas no han dado origen a tipos notablemente nuevos. Una evaluación prudente pudiera decirnos que la mayoría de las especializaciones conduce a callejones sin salida y que muchas formas no especializadas han dado lugar a descendientes especializados con éxito, pero, como Amadon (1943) y Romer (1946) destacan correctamente, algunos de los tipos más especializados han

conquistado nuevas zonas adaptativas extraordinariamente importantes. La "ley de Cope" no posee validez general. Remane (1952) lo ha demostrado con detalle en numerosos ejemplos. Por el contrario, como los nichos nuevos con frecuencia exigen preadaptaciones bastante especializadas, las especies especializadas con más frecuencia que las generalizadas encuentran mejores oportunidades de penetrar en un nuevo nicho.

Caracteres claves y evolución en mosaico

Según los partidarios de los saltos, "un nuevo tipo surge bruscamente y evoluciona armoniosamente desde este momento. El antepasado original, el arquetipo, carece de todas las especializaciones de sus descendientes y la ulterior evolución afecta todas las estructuras a casi la misma velocidad. Los eslabones perdidos se encontraban en cada respecto a mitad de camino entre los tipos que conectan".

Los paleontólogos y los anatomistas comparados han mostrado que ninguno de estos postulados es correcto. Las velocidades de evolución de diferentes órganos con frecuencia son manifiestamente distintas. Algunos pueden haber avanzado mucho mientras que otros se estancan. *Archaeopteryx*, el "eslabón perdido" entre reptiles y aves, es un pseudosuquiano típico en casi todos sus caracteres, pero por sus plumas parece una ave moderna (Tabla XIX-1). El primer artiodáctilo era, con excepción de su articulación del tarso, un miembro típico de los Condylarthra (Schaeffer, 1948). El primer homínida era, excepto por ciertos ligamentos de músculos pelvianos un antropoide típico. Uno de los anfibios conocidos más antiguos, el estegocefaliano *Ichthyostega*, procedente del Devoniano superior de Groenlandia, poseía tantos (o más) caracteres de pez que de anfibio (Heberer, 1957:874; Järvik, 1955). Los anfibios pasaron tan gradualmente a reptiles que la atribución de ciertos fósiles a uno u otro grupo es bastante arbitraria (Fig. XIX-2). Lo mismo puede decirse de la línea bordeal entre reptiles y mamíferos. Dado que los diversos caracteres con que se diagnostican los mamíferos se adquieren con independencia y sucesivamente (Simpson, 1959b), la inclusión de un fósil dado en una de las clases depende del carácter que se elija. Disgustado de debatirse con tal situación desordenada, por lo menos un taxonomista ha propuesto con desesperación "segregar" todos los eslabones entre reptiles y mamíferos en un taxon aparte, con el fin de conservar la pureza de mamíferos y reptiles (y la validez de los diagnósticos convencionales de las clases).

TABLA XIX-1. *Mezcla de caracteres de reptil y ave en* Archaeopteryx (según Heberer, 1957)

Caracteres de reptil	*Caracteres de ave*
Dientes	Plumas
Vértebras de la cola libres (20)	Fúrcula
Costillas sencillas sin apófisis uncinada	Pelvis con pubis hacia atrás
Cerebro simple, con pequeño cerebelo	Grandes ojos
Metacarpianos libres	
Metatarsianos libres	
Ilión e isquión separados	

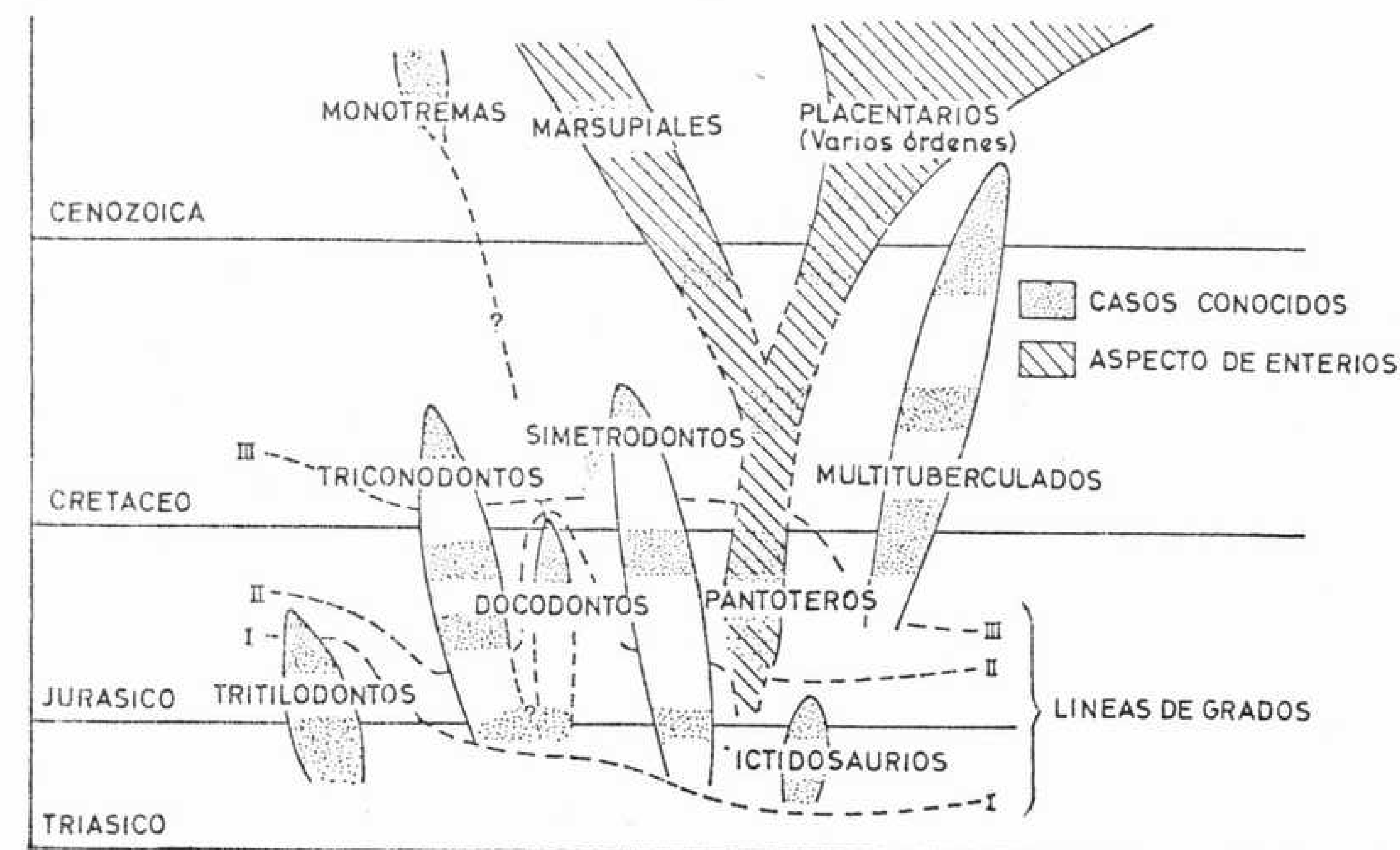


FIG. XIX-2. Adquisición repetida e independiente de caracteres de mamíferos (grados I, II, III) por varias estirpes de reptiles análogos a mamíferos (terápsidos). Los triconodontos, simetrodontos y multituberculados se han extinguido. Los docodontos dieron origen, probablemente, a los monotremas y los pantoteros a los mamíferos euterianos genuinos. (Según Simpson, 1959a; para detalles, véase Simpson, 1959b.)

Durante el desplazamiento a una nueva zona adaptativa una estructura o complejo estructural suele encontrarse sometido a una presión de selección particularmente fuerte, como el ala en Proavis. Esta estructura o complejo evoluciona entonces muy rápidamente en tanto que otros quedan muy retrasados. El resultado, no es un cambio constante y armonioso de todas las partes del "tipo", como consideraba la escuela de la morfología idealista, sino más bien una "evolución en mosaico". Todo tipo evolutivo es un mosaico de caracteres primitivos y avanzados, de caracteres generales y especializados. Una comprobación de esta evolución desigual de los componentes del tipo está implícita en el trabajo de paleontólogos destacados durante casi 100 años. Otros, en su vana pesquisa tras arquetipos no especializados, se han visto obligados a reconstruir filogenias comple-

tamente absurdas. Remane (1952) analiza la debilidad de este modo idealista de abordar el problema, del que es ejemplo típico la filogenia de los proboscídeos de Osborn, en la que cada línea de la época Pliocena está presentada como una radiación separada distinta de un antepasado no especializado de la Eocena inferior (Fig. XIX-3).

¿Cómo pueden reconocerse los eslabones perdidos si uno no admite que pueden ser mezclas extrañas de caracteres avanzados y primitivos? Cuando se descubrió el hombre mono sudafricano *Australopithecus,* un antropólogo destacado me aseguró que seguramente se trataba de una estirpe lateral aberrante y en ningún modo de un antepasado directo del hombre, porque era de un "tipo no armonioso" un compuesto de caracteres de homínida y de antropoide y que por consiguiente estaba condenado a fracasar y a extinguirse. No hay duda alguna de que *Australopithecus* era realmente una mezcla de caracteres avanzados y ancestrales pero es igualmente evidente que los antepasados del hombre han tenido que pasar por una fase igual a la del *Australopithecus* (Capítulo XX).

A veces es totalmente evidente cuál es la estructura clave responsable del brote evolutivo. Para las aves lo es el desarrollo de las plumas, para los insectos voladores la transformación de los paranotos en alas (Lemche, 1940), y para los artiodáctilos la reconstrucción de las articulaciones de los tarsos (Schaeffer, 1948). En otros casos están implicadas varias estructuras como son las aletas lobuladas, los pulmones y las cavidades nasales internas (Atz, 1952) en los crosopterigios que dieron origen a los primeros tetrápodos. A veces una nueva pauta de conducta, más bien que de una estructura, es lo que constituye la invención clave que abre paso a la nueva zona adaptativa. La adopción de fecundación interna en algunas ramas de los anfibios y primeros reptiles fue un requisito indispensable para una existencia terrestre verdadera (Wahlert, 1956). Esto, a su vez, permitió el desarrollo del huevo de amniota de cáscara dura que, como sugiere Romer (1957), fue desarrollado por los primeros reptiles antes de que se hubieran vuelto terrestres. Tal vez los desplazamientos adaptativos se producen con más frecuencia en organismos que, al principio, no muestran en absoluto ningún cambio estructural. Por ejemplo, muchas aves que trepan por los troncos de los árboles carecen de las plumas tiesas de la cola y de los picos de los verdaderos trepadores de árboles. Y el picamaderos más primitivo se las arreglaba perfectamente con su pata normal para posarse en ramas: solamente los géneros más avanzados han desarrollado estructuras de patas especializadas (Bock y Miller, 1959). Si varias estirpes evolucionan a partir de un antepasado tal, no especializado, una misma estructura puede tener diferentes velocidades de cambio, aunque las diversas estirpes vivan en lo esencial en la misma zona adaptativa como se observa en varios géneros contemporáneos de caballos herbajeadores (Simpson, 1953a). Las diferencias en la utilización de nicho, en el ambiente bió-

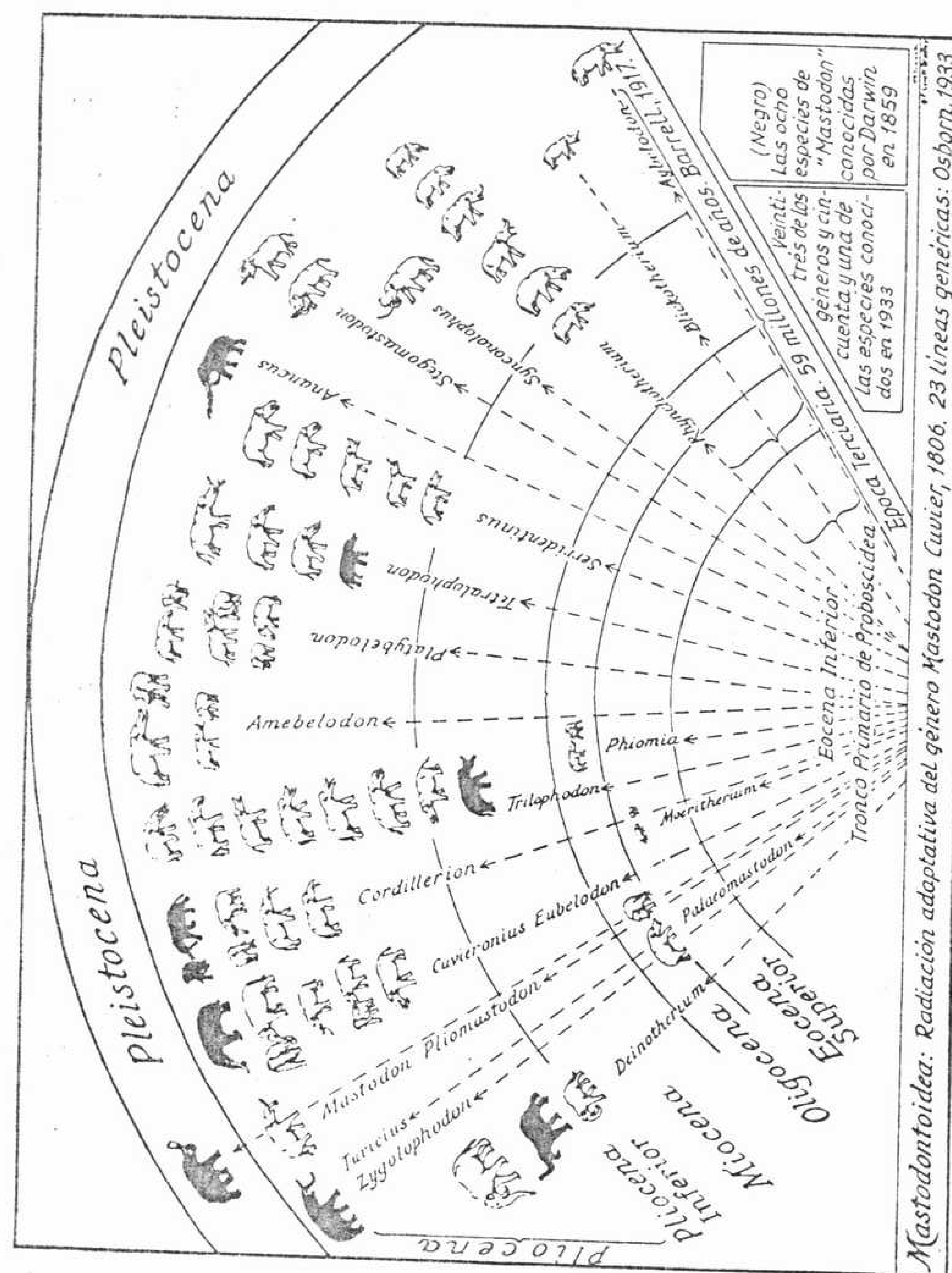


Fig. XIX-3. Diagrama tipológico de la evolución de los mastodontes. Ninguno de los fósiles descubiertos correspondía a los arquetipos reconstruidos, por lo que la ramificación de las estirpes tuvo que remitirse a la época Eocena inferior. (Según Osborn, 1936.)

tico y en la respuesta de los varios genotipos a la selección explican las diferentes respuestas a presiones de selección muy similares.

EL ORIGEN DE CATEGORÍAS SUPERIORES

La jerarquía de categorías que el taxonomista clasificador reconoce es una tentativa de expresar similaridad ("los caracteres comunes") y comunidad de ascendencia. Los métodos empleados y las lagunas encontradas en este esfuerzo se han considerado de modo excelente por Simpson (1953a, 1959a, 1961). Las especies más similares, las especies "más íntimamente emparentadas" se reúnen en géneros, los grupos de géneros similares en subfamilias y familias, éstas en órdenes, en clases y en fila. El origen de esta jerarquía de categorías ha sido interpretado de modo distinto por los partidarios de la teoría sintética de la evolución y por los partidarios de los saltos. El punto de vista de los últimos ha sido sentado de modo particularmente claro por Goldschmidt (1958a):

> Un filum consta de un número de clases, todas las cuales se reconoce básicamente que pertenecen al filum, pero que, además, difieren entre sí. El mismo principio se repite en cada nivel taxonómico. Todos los géneros de una familia poseen en común los caracteres que caracterizan la familia; por ejemplo todos los géneros de pingüinos son pingüinos. Pero entre ellos mismos difieren de género a género. Esto prosigue así hasta el nivel de especie. ¿Puede esto significar nada más sino que el tipo del filum evolucionó primero y que posteriormente se separó en tipos de clases después de órdenes y así descendiendo de nivel? Esta interpretación natural, ingenua de la jerarquía existente de formas, de hecho concuerda con los hechos históricos que nos ofrece la paleontología. Los fila existentes hoy pueden seguir remontándose hasta el tiempo geológico remoto. Las clases son un poco más jóvenes, aún más jóvenes los órdenes y así hasta llegar a las especies recientes que sólo aparecen en las últimas épocas geológicas. Así, pues, tanto la lógica como el hecho histórico nos dicen que primero existieron las grandes categorías y que posteriormente se desdoblaron en la forma del árbol genealógico en categorías cada vez más bajas.

Con esta interpretación, Goldschmidt ha incurrido en el error de considerar estas categorías como algo natural más que como un artefacto humano (en particular en el punto crucial de la ramificación). Nuestro reconocimiento de una categoría superior y su denominación, delimitación y colocación en la jerarquía poseen un componente en gran parte arbitrario. Nunca hubiéramos considerado *Archaeopteryx* representante de una clase separada de vertebrados, si esta rama de los reptiles no hubiera dado origen a la floreciente multitud de aves, que sobrepasó considerablemente en número a los "otros" reptiles vivos. "Una categoría superior es superior porque deviene distinta, variada o ambas cosas en un grado alto y no directamente por características que ya poseía al surgir" (Simpson, 1953a).

Los primeros representantes de una nueva categoría superior se incluirían con seguridad en la categoría de la que se originaron, si no fuera por sus descendientes conocidos. Los géneros fósiles de mamíferos placentarios, por ejemplo, que se conocen desde la época Paleocena primera y media, difieren decididamente menos entre sí que todos los marsupiales conocidos que siempre se han clasificado en un solo orden. "Si no conociéramos placentarios posteriores a la Paleocena media, con seguridad los hubiéramos situado en un mismo orden. *En lo que a ellos respecta*, su rango categórico, comparado adecuado, era en realidad el de orden. Se han situado en seis órdenes diferentes debido a que vemos en ellos los antepasados y parientes de lo que *después* llegaron a ser seis órdenes" (Simpson, 1953a). No es cierto que una nueva categoría surja como orden, clase o filum. Surge como nueva especie y eventualmente llega a ser un género nuevo que adscribimos a un nuevo orden sólo porque sus ulteriores descendientes muestran el grado de distintividad y de discontinuidad (después de mucha extinción) que consideramos que corresponde al rango de orden. Así sucedió con el género de la Paleocena anterior, *Protogonodon*, en el que, por un balance de semejanza en pequeños detalles, algunas especies habrían de clasificarse, según Simpson como carnívoras unas, y otras como ungulados. El especialista experimentado puede ver aquí las iniciaciones de dos órdenes dentro de un mismo género. En cuanto a los crustáceos malacostráceos del Carbonífero, Glaessner (1957) asevera que "se encontraban muy cerca entre sí y de un tipo ancestral generalizado... pero por nuestro conocimiento de su ulterior diferenciación en sus descendientes recientes... tendrían que situarse dentro del orden de los Malacostraca".

Donde un grupo nuevo resulta de una adaptación amplia y variada, puede surgir crípticamente y sus caracteres distintivos no apreciarse hasta algún tiempo después de haberse ramificado el grupo. El origen de los mamíferos es un excelente ejemplo de esto. En otros casos, el origen de un nuevo grupo está muy íntimamente correlacionado con una invención evolutiva, con el origen de una novedad evolutiva, que a veces le precede.

El surgimiento de novedades evolutivas

En la exposición precedente del origen de nuevos tipos se ha destacado el desplazamiento hacia nuevos habitats debidos a una preadaptación generalizada para tal desplazamiento. Cuanto más especializada sea la nueva zona adaptativa hacia cuyo interior se desplaza un explorador evolutivo, tanto más probable es que el desplazamiento esté correlacionado con una estructura específica. Puede servir de ejemplo el surgimiento de las aves basado en la "invención" de un ala que consiste en plumas individuales (en lugar de una membrana alar, como han hecho virtualmente todos los restantes animales que vuelan o planean). A veces se pregunta de qué otro modo ha podido producirse una nueva estructura sino por salto al nuevo tipo que la posee. Además, ¿cómo una estructura enteramente nueva puede originarse sin una reconstrucción completa de todo el tipo? ¿Y cómo

puede adquirir gradualmente la estructura cuando la incipiente no poseía ninguna ventaja selectiva hasta haber alcanzado un tamaño y complejidad considerables?

He tratado estas cuestiones con detalle en otro lugar (Mayr, 1960) y sólo resumiré aquí mis hallazgos. Hemos de comenzar por definir novedad evolutiva como toda estructura adquirida por vez primera que permite efectuar una nueva función, que a su vez, abre una nueva zona adaptativa. Muchas novedades evolutivas, como nuevas costumbres y modos de conducta no son primarias morfológicamente aunque puedan poseer consecuencias morfológicas. El estudio de la bioquímica de las rutas metabólicas ha descubierto la existencia de novedades evolutivas tan importantes como puedan serlo estructuras nuevas como los pulmones, las extremidades o bolsas de cría. Las invenciones químicas al nivel celular son los requisitos de algunos de los más importantes desplazamientos adaptativos, Desgraciadamente nuestro conocimiento de la bioquímica comparada es todavía demasiado rudimentario para que nos diga si fue o no una invención química lo que dio a los moluscos, crustáceos y a otros grupos ahora dominantes de invertebrados marinos su predominio sobre los euriptéridos, trilobites, graptolites y braquiópodos anteriormente reyes del mar. Las invenciones bioquímicas tienen en general una base genética relativamente sencilla (Wagner y Michel, 1955; Sager y Ryan, 1961) y su adquisición por selección natural no constituye ningún problema evolutivo grave.

El verdadero problema se refiere a estructuras nuevas, como la pluma del ave, el oído medio del mamífero, la vejiga natatoria de los peces, las aletas de los insectos y el aguijón de los himenópteros aculeata. Se han sugerido tres modos posibles de originarse las estructuras nuevas.

1) Han podido iniciarse como subproducto fenotípico incidental de un genotipo seleccionado por otras aportaciones a la adaptación. Como la mayoría, si no todos los genes, poseen efectos pleiotrópicos, es posible que un genotipo que evolucione, pueda traducirse en un cambio incidental del fenotipo que ofrezca ventajas selectivas.

2) Una estructura preexistente puede modificarse debido a una "intensificación de función". Sewertzoff (1931) ha estudiado en particular este proceso. Una intensificación de la función de correr ha conducido a la transformación del pie de cinco dedos de los ungulados primitivos en el pie de dos dedos de los artiodáctilos y en el de un dedo de los perisodáctilos. Mirando el asunto de un modo algo distinto uno pudiera también denominar esto una "intensificación de la presión de selección". Como esta presión se dirige contra una estructura existente, la "intensificación" no conduce al surgimiento de nada que sea básicamente nuevo, y, sin embargo, puede traducirse en una reorganización tan brusca del genotipo que a primera vista parezca que ha surgido un órgano enteramente nuevo. Durante este proceso nunca existe una fase en la que la estructura incipiente

no haya poseído, sin embargo, un "valor selectivo", como a veces pretenden los antiseleccionistas.

Cuando comparamos aves y mamíferos con sus antepasados reptiles notoriamente distintos, podemos tener dificultad en descubrir ninguna estructura verdaderamente nueva. La mayoría de las diferencias son, meramente, desplazamientos en proporciones, fusiones, pérdidas, duplicaciones secundarias y otras modificaciones que no afectan materialmente lo que el morfólogo denomina el "plan" del tipo particular. Una intensificación de la función de un componente en comparación con la de otros ha desempeñado un papel decisivo en la mayoría de estas modificaciones.

3) La causa más importante del origen de nuevas estructuras es un "cambio de función". Este factor, descrito claramente por Darwin (1872) ha sido destacado especialmente por Dohrn (1875) y analizado en detalle por Plate (1924) y por Sewertzoff (1931). El origen de una estructura nueva a través de un cambio de función depende de dos requisitos: de la capacidad de una estructura de cumplir simultáneamente dos funciones (y más específicamente de su preadaptación para una función segunda) y la duplicación de función. Por ejemplo, muchos peces primitivos tenían dos órganos independientes de respiración, las branquias y los pulmones primitivos. En los tetrápodos terrestres, los pulmones sencillos saceliformes se transformaron en el órgano sumamente complejo de los mamíferos y aves, y los arcos y bolsas branquiales en glándulas endocrinas y en órganos accesorios del sistema digestivo. En los peces posteriores las branquias se complicaron y los pulmones con frecuencia se transformaron en una vejiga natatoria o en un órgano sensorial accesorio. Se encuentran casos de cambios bruscos de función de un órgano en toda línea filética de los animales. Dar un catálogo completo supondría enumerar una gran parte de todas las estructuras animales. La transformación del ovipositor de las abejas en aguijón, de las escamas en dientes, de las antenas de Daphnia en paletas natatorias y de las patas de los artrópodos en partes bucales o en órganos copuladores, pueden servir de ejemplos. En todos estos casos la estructura evolucionó bajo la presión selectiva de la función primaria hasta que llegó a ser lo bastante grande para cumplir la función secundaria adicional: El descubrimiento de que no toda función exige su propia estructura ejecutiva anula uno de los argumentos favoritos de los antiseleccionistas. Una nueva función puede hacer uso de una estructura que haya evolucionado cumpliendo un propósito distinto.

El análisis del origen de nuevas estructuras está en sus comienzos. En particular los artrópodos son ricos en estructuras cuya historia sigue siendo muy oscura. ¿Cómo han surgido las bolsas para ácaros que encontramos en ciertas abejas (*Xylocopa*) y avispas? Son particularmente difíciles de explicar las estructuras auxiliares que se necesitan con frecuencia para facilitar pautas aberrantes de conducta en la reproducción, como las aber-

turas genitales secundarias en las hembras de varios grupos de insectos y los diversos receptáculos para la esperma.

El papel de la conducta en los desplazamientos evolutivos

Un desplazamiento al interior de un nuevo nicho o de una nueva zona adaptativa se inicia, casi sin excepción, por un cambio en la conducta. Las otras adaptaciones al nuevo nicho, en particular las estructuras, se adquieren de modo secundario (Mayr, 1958, 1960). Cuando el habitat y la selección de alimento (fenómenos de conducta) desempeñan un papel principal en el desplazamiento hacia la nueva zona adaptativa, es evidente la importancia de la conducta en la iniciación de nuevos acontecimientos evolutivos. Las especies gemelas, a despecho de su semejanza morfológica, con frecuencia muestran notables diferencias de conducta. Los desplazamientos más recientes al interior de nuevos nichos ecológicos, no van acompañados al principio de modificaciones estructurales (Robson y Richards, 1936). Donde se desarrolla una nueva costumbre, los reforzamientos estructurales siguen antes o después. Miller (1950) ha mostrado cómo las características del género de malvís *Toxostoma* pueden rastrearse gradualmente desde un antecesor arbóreo análogo a un sinsonte. A medida que las diversas especies de malvises se hicieron cada vez más terrestres y se adaptaron a arañar el suelo y a usar sus picos para escarbar y para separar la capa de hojas, se estableció un premio selectivo para el refuerzo del tarso y de los dedos y para el encorvamiento creciente del pico.

Lo mismo puede decirse de estructuras especiales que facilitan elementos de conducta específica (Lorenz, 1943; Tinbergen, 1951). Existen numerosas aves que dieron lugar a plumas en el píleo, pero sólo algunas han desarrollado crestas largas en esta región. Sin embargo, no se conoce ningún ave que haya desarrollado cresta sin la capacidad de erguirla. Este principio se demuestra con máxima facilidad respecto a las pautas de galanteo de aves y a la acumulación de características morfológicas que hacen que el galanteo sea más notorio y más estimulador.

No es éste lugar de estudiar cómo se originan los cambios de conducta mismos, problema todavía poco entendido. Pueden verse las explicaciones e interpretaciones dadas por Tinbergen (1954), Thorpe (1956), Hinde (1959) y otros varios autores recogidos en Roe y Simpson (1958), para mencionar unos cuantos títulos. El punto importante para nosotros es que las nuevas costumbres y conductas siempre se inician en una población concreta local. Si la nueva conducta contribuye a la adaptación, pronto se verá favorecida por selección y lo mismo resultará con los genes que contribuyan a su eficacia. El hecho de que en todo momento aparecen nuevas costumbres en poblaciones naturales está abundantemente demostrado en la literatura de historia natural. Un ejemplo particularmente notorio es la costumbre recientemente desarrollada por páridos británicos, principalmente por *Parus major* (Fisher y Hinder, 1948), de abrir las botellas de leche y de beberse el contenido. Si los frascos de leche hubieran constituido un nicho natural desocupado, es evidente que una presión de selección hubiera permitido que el carbonero se hubiera constituido en un eficaz abridor de frascos de leche y asimismo que los frascos de leche se hubieran abierto con dificultad creciente suponiendo que los frascos de leche hubieran sido un material orgánico capaz de modificarse con ayuda de la selección. La filogenia de la respiración ha sido estudiada por Spurway y Haldane (1953). El enorme papel desempeñado por la conducta al iniciarse la evolución transespecífica se aprecia cada vez más por los evolucionistas.

Un análisis de las complejas interacciones de instintos y de estructuras demuestra cada vez más que también concuerdan con nuestra explicación. Así se cumple con el mosquito cavernícola de Nueva Zelanda *(Araschnocampa)* con sus larvas luminosas (Goldschmidt, 1948b; Mayr, 1960), con la polilla de la yuca *(Pronuba)* y con todas las adaptaciones maravillosas de parásitos y de simbiontes. Dos aspectos son característicos de la mayoría de estos sistemas complejos. Uno es que existe una estructura o clave con respecto a la cual todos los restantes componentes de la adaptación son meramente caracteres facilitadores; y el otro es que la presión de selección en favor de una operación suave de la interacción de las especies suele ser mucho mayor en uno de los socios que en el otro. Encontrar un producto químico que induzca a que una planta desarrolle una agalla protectora constituye una ventaja selectiva inmediata mucho mayor para el insecto de agallas que lo hubiera sido para la planta no producir la agalla. La mirmecofilia, debida al desarrollo de mecanismos para escapar de la depredación por hormigas, no se selecciona fuertemente en contra, en tanto que los mirmecófilos permanezcan siendo poco frecuentes (Hölldobler, 1949). Todo complejo adaptativo, por "teleológico" que pudiera parecer a primera vista, puede interpretarse en términos de equilibrio de presiones de selección.

Ontogenia y novedades evolutivas

Muchos embriólogos y filósofos preevolutivos creían que el desarrollo era un despliegamiento *(evolutio)* del tipo (preformado) y que tales tipos imperfectamente formados han existido en períodos geológicos antiguos. Fue Haeckel quien reunió esas primeras ideas de Bonnet, L. Agassiz y otros autores en una "ley biogenética" formal según la cual la ontogenia es una recopilación de la filogenia. La falsedad de esta ley se ha demostrado con tanta frecuencia y tan concluyentemente que es fácil caer en el extremo opuesto e ignorar el hecho de que muchos organismos que son su-

mamente distintos en estado adulto pasan por fases larvarias y embrionarias semejantes. Los arcos branquiales de los embriones del ave y del mamífero constituyen un ejemplo típico. Se ha adelantado la "explicación" de que los genes que conducen a las fases de adulto son los últimos que se han incorporado al genotipo y que, estando superpuestos a los genes "más antiguos", son incapaces de afectar el curso de la ontogenia. Esta explicación, aunque apunta en buena dirección, realmente no explica nada. Es más probable que cuanto más tiempo un gene haya constituido parte del genotipo, más completamente constituye parte del sistema epigenético y antes sus efectos pleiotrópicos se ejercen en la ontogenia. Tales caracteres "profundamente asentados", como los arcos branquiales de los tetrápodos embrionarios, son subproductos de desarrollo de un complejo bien equilibrado de genes pleiotrópicos, complejo que regula procesos vitales de desarrollo, más o menos como una unidad. Incluso, si suponemos que las estructuras que están producidas por los arcos branquiales embrionarios pudieran producirse directamente, es, por decirlo así, mucho más sencillo para el organismo conservar estos aspectos innecesarios del fenotipo que destruir el armonioso complejo de genes que regula el desarrollo. Donde se pierden componentes ancestrales del fenotipo, debido a una reconstrucción del genotipo (en conexión con especializaciones recientemente adquiridas), podrían recuperarse cuando estas especializaciones vuelvan a perderse. Las ratitas, que de modo secundario quedaron sin alas, muestran un número de caracteres aviares primitivos que suelen explicarse pretendiendo que las ratitas son descendientes ápteros de aves muy primitivas. Me admiraría, por el contrario, que no hubiera surgido algún carácter primitivo durante la reconstrucción genética que acompañó a la pérdida del vuelo.

Las fases larvaria y juvenil a veces se ven afectadas más enérgicamente por las innovaciones evolutivas que la adulta. Las larvas pelágicas de los invertebrados marinos están expuestas, por ejemplo, a elevadas presiones de selección. De acuerdo con ello, las fases larvarias correspondientes de diferentes grupos pueden mostrar convergencias o diferencias que no indican el grado de parentesco. La importancia biológica primaria de las larvas que nadan libremente es la de la dispersión. Sin embargo, la mayoría de las larvas se alimentan durante la dispersión y esto abre un nuevo nicho para la especie. Cuanto más favorable sea, mayor será la presión que prolongue esta fase hasta que, finalmente, la fase adulta más o menos fijada puede eliminarse totalmente y la reproducción verificarse por las "larvas" (neotenia). El origen de los cordados a partir de precordados sésiles (Berrill, 1955; Romer, 1958) o enterrados (Steiner, 1956) se explica así por autores recientes. Las innovaciones en la forma de crecimiento, recto *versus* enrollado, simétrico *versus* asimétrico, simple *versus* ramificado, que distinguen formas emparentadas de invertebrados marinos, con frecuencia

se originan en fases muy juveniles como ha destacado en particular Schindewolf (1950b). Las fases de crecimiento posteriores pueden revertir a la pauta de crecimiento ancestral, hasta que se ha seleccionado el fondo genético adecuado que permite portar la nueva forma de crecimiento hasta la fase adulta.

Al discutir el papel de la ontogenia en la evolución, algunos filogenistas tratan a los adultos como si fueran los descendientes de las formas juveniles. De hecho hay diagramas en libros de "tipogénesis" en los que la evolución se describe como una espiral en la que cada fase adulta es la descendiente directa de la fase juvenil. Estos autores olvidan que el fenotipo juvenil y el fenotipo adulto son expresiones del mismo genotipo. Es cuestión de presión de selección (incluyendo la ejercida por el sistema epigenético como un todo) lo que determina si el fenotipo juvenil o el adulto haya de modificarse más rápida y más radicalmente.

Rensch (1954, 1960a) ha dado la mejor exposición moderna de las manifestaciones de la evolución en las diversas fases del ciclo ontogénico. Describe los numerosos modos por los cuales la evolución puede afectar el desarrollo y considera críticamente las diversas teorías evolutivas basadas en fenómenos ontogénicos.

Potencial evolutivo y predisposición

La reevaluación de la mutación como fuente de variabilidad más que como fuerza evolutiva directa y la del carácter como producto de todo el genotipo más que como obra de un gene particular ha cambiado la interpretación de muchos fenómenos evolutivos. Los nuevos conceptos permiten entender mejor por qué tienen límites tan definidos la variación de todo grupo dado de animales y por qué un cambio en un carácter con frecuencia produce "efectos correlacionados" tan serios (Capítulo X), fenómenos que habían intrigado mucho a Darwin. Cada grupo de animales está "predispuesto" a variar en algunas de sus estructuras y es sorprendentemente estable en otras. He señalado antes (Mayr y Vaurie, 1948) que dondequiera que el plumaje de los drongos (Dicruridae) varíe siempre es en la cresta frontal, en la cola o en ambos lugares. Ciertos grupos de mamíferos tienen predisposición a desarrollar cuernos en la frente, otros en la parte alta de la cabeza, y otros carecen de cuernos. En algunos, los premolares son muy estables y los molares muy variables de tamaño y en número; en otros grupos se produce lo inverso. En algunos grupos de animales son comunes los dibujos en estrías y en otros las manchas. Los caracteres que varían en *Drosophila* son totalmente diferentes de los que varían, por ejemplo, en los saltamontes (Spurway, 1949). De hecho, la taxonomía sería difícil si no fuera por estas diferencias inherentes entre grupos.

Sólo parte de estas diferencias pueden explicarse por las diferencias en las presiones de selección a que se ven sometidos los organismos; el resto se debe a la limitación de desarrollo y de evolución que imponen el genotipo del organismo y su sistema epigenético. Autores antiguos (por ejemplo Haecker, 1925) tenían mucho más interés por el potencial fenotípico concedido a una línea evolutiva por su herencia epigenética que evolucionistas recientes. Esto debe tenerse en cuenta cuando hablamos del carácter fortuito de las mutaciones. Las mutaciones son fortuitas con respecto a la constelación ambiental. Sin embargo el epigenotipo establece límites graves a la expresión fenotípica de tales mutaciones; restringe el potencial fenotípico. La comprensión de esta limitación facilita la comprensión del paralelismo evolutivo y de la evolución polifilética. La evolución desde los reptiles terápsidos a los mamíferos en el Triásico y Jurásico se verificó tan lenta y gradualmente que las cuatro diferencias de diagnóstico entre reptiles y mamíferos cambiaron individualmente más que en bloque y el grado de mamífero se adquirió con independencia, al menos, por cuatro y probablemente hasta por siete a nueve estirpes (Simpson, 1959b). En sentido técnico estricto, los mamíferos se han originado, pues, polifiléticamente y, sin embargo, todas las estirpes que condujeron al grado de mamífero procedieron del mismo grupo de reptiles terápsidos y compartían, sin duda, un complejo de genes y un sistema epigenético responsable de la ulterior evolución paralela en la mandíbula y en el oído medio. La discusión de si los mamíferos poseen o no base monofilética es, pues, en gran parte cuestión semántica. ¿La pregunta se refiere al fenotipo o al genotipo?

El término feliz de "grado" fue introducido en la literatura evolutiva por Huxley (1958), siguiendo a Simpson (1949), para designar "un paso de progreso anagenético, o unidad de perfeccionamiento biológico". Varias líneas emparentadas pueden alcanzar con independencia el mismo grado adaptativo o de estructura. Es, sin duda, muy poco razonable pedir que niveles principales en la evolución filética coincidieran siempre al ramificarse las estirpes. Con frecuencia lo hacen y, también con frecuencia, no. Arkell y Moy-Thomas (1940) han dado una lista de muchos ejemplos donde líneas paralelas pasan por las mismas fases de cambio evolutivo con independencia y donde resulta mucho más práctico una clasificación "horizontal" según el grado que una clasificación "vertical" más correcta filogénicamente. Existen numerosos casos de tal evolución filogénica en los reinos animal y vegetal (véase por ejemplo, Schaeffer, 1956; Osche, 1958; Shideler, 1952).

El verdadero paralelismo se debe a la respuesta de una herencia común frente a exigencias similares del medio (presiones de selección semejantes). Donde no existe una herencia común el paralelismo evolutivo debe llamarse más correctamente convergencia. El mundo animal está lleno de convergencias (¡y también el mundo vegetal!) en las que exigencias similares presentadas por el medio han despertado respuestas del fenotipo similares en organismos no emparentados, al menos estrechamente. Kosswig (1949), por ejemplo, ha mostrado cuántas veces la fecundación interna, la viviparidad, y otras especificaciones biológicas se han verificado con independencia entre los peces y han dado lugar a numerosas analogías estructurales. Muchas de las categorías superiores son agrupaciones no naturales de animales no emparentados que se han hecho muy semejantes por convergencia. En los primeros días del mendelismo se investigaba mucho los genes homólogos que pudieran explicar tales semejanzas. Mucho de lo que hemos aprendido de la fisiología del gene demuestra que la investigación de genes homólogos es completamente fútil excepto en animales muy próximos (Dobzhansky, 1955a). Si no hay más que una solución eficaz para una determinada exigencia funcional, complejos de genes muy distintos se modificarán hacia la misma solución por distinta que sea la ruta en que se consiga. El dicho de "muchos caminos llevan a Roma" es perfectamente cierto tanto en la evolución como en los asuntos diarios.

Y donde quiera que exista una zona adaptativa vacante actúa como imán poderoso para los que están preadaptados a ella. Varios grupos de artrópodos acuáticos han colonizado con independencia la tierra por lo menos ocho veces. Es particularmente significativo el hecho de que la mayoría de estas invasiones se verificaran en los períodos Devoniano y Carbonífero, en cuanto el desarrollo de una flora próspera hizo que la tierra constituyera un habitat favorable para los animales terrestres. Los nichos vacantes o al menos sólo parcialmente colmados dan motivo a mucha convergencia evolutiva. La evolución de las plantas ofreció un premio a los herbívoros. La existencia de abundantes herbívoros aceleró la evolución de los carnívoros. Cuando las semillas de las plantas se hicieron abundantes después de evolucionar las gramíneas, unos cinco o seis grupos de aves se hicieron comedoras de semillas, es decir, "pinzones".

Efecto de Baldwin

Se observa con frecuencia que el desarrollo de un nuevo tipo evolutivo o la adaptación a un nuevo nicho se facilita por el denominado efecto de Baldwin que fue propuesto por primera vez por Baldwin (1896). (Lloyd Morgan y H. F. Osborn publicaron las mismas tesis en el mismo año.) El efecto de Baldwin designa el estado en que, debido a una modificación conveniente del fenotipo, un organismo puede situarse en un ambiente útil hasta que la selección haya conseguido la fijación genética de este fenotipo. Baldwin describe su "selección orgánica" (como él la denomina) como una alternativa estricta frente a la selección natural, que pretende que es una fuerza evolutiva que actúa sólo por efectos negativos (según él dice). El principio fue descubierto cuatro años antes del redescu-

brimiento de la herencia particulada como tentativa de reconciliar el neo-lamarckismo y el neo-darwinismo de Weismann. Simpson (1953b) que hizo una excelente revisión crítica del efecto de Baldwin señala que implica tres pasos, que entiendo así:

1) Las normas de reacción determinadas genéticamente del organismo individual permiten el desarrollo de modificaciones de conducta, fisiológicas o estructurales del fenotipo que no son hereditarias como tales pero que resultan ventajosas para la supervivencia y permiten que la descendencia de los organismos que las experimentan continúen en el ambiente dado.

2) En esta población se producen mutaciones (y combinaciones de genes) que producen el fenotipo favorecido de modo obligatorio y rígido, más que como modificación facultativa;

3) Los factores genéticos bajo 2) se ven favorecidos por selección natural y por ello se propagan en la población a lo largo de las generaciones hasta que el carácter facultativo se hace obligado y se fija.

Simpson señala correctamente, que esta hipótesis no es una reconciliación entre el lamarckismo y el darwinismo como todavía creen algunos evolucionistas franceses y rusos. Si el efecto de Baldwin se produce y si hubiera un efecto directo de la modificación del fenotipo sobre la inducción de los factores genéticos que refuerzan el fenotipo favorecido, entonces se trataría de lamarckismo puro y simple. Si no hay tal inducción entonces tenemos simple selección natural, es decir la teoría sintética de la evolución. Simpson ha resumido bien otras objeciones al efecto de Baldwin y muestra lo poco probadas que están diversas aportaciones en su apoyo, hechas por Huxley (1942:304) y Gause (1947). Sin embargo, incluso Simpson deja la puerta abierta para un papel del efecto de Baldwin en la adquisición evolutiva de ciertos caracteres, por ejemplo de callosidades. Sin embargo me parece que un análisis más detallado muestra que los supuestos conceptuales que subyacen en la hipótesis del efecto de Baldwin aconsejan desechar el concepto redondamente. En particular tres supuestos parecen fatales para la hipótesis:

1) El argumento siempre se expone en términos del genotipo individual. Si es fenotípicamente plástico debe ser capaz de resistir la tensión ejercida por el medio hasta que aparezca alivio en forma de una combinación de genes o de una mutación que proteja al organismo contra el medio. Éste es, en lo esencial, un argumento tipológico. Lo que realmente está expuesto a la presión de selección es una población fenotípica y genéticamente variable en la que no hay dos individuos iguales. La selección con frecuencia favorece heterocigotes aunque éstos produzcan, por segregación, homocigotes perjudiciales (fenodesviadores). Se seleccionarán en tal población los genes que produzcan fenotipos con una modificabilidad óptima del fenotipo.

2) No se ha destacado casi (y es importante para la interpretación correcta) que el grado de modificación del fenotipo está en sí mismo controlado genéticamente. Todos los experimentos recientes sobre la producción de fenocopias, así como los experimentos reveladores de Waddington sobre la "asimilación genética" (discutidos en el Capítulo VIII), tienen resultados idénticos. Si una población (¡incluso una población de laboratorio pura!) se expone a un choque térmico, o a otro choque, o algún otro tratamiento que interfiera con el desarrollo normal, los diferentes individuos mostrarán diversas respuestas fenotípicas. En contraste con el efecto de Baldwin, la respuesta no sirve como "alivio" hasta que puedan producirse mutaciones favorables, sino como indicador de los genotipos que han de seleccionarse. Lo que se selecciona es un acervo de genes con una penetración máxima del carácter deseado.

3) El efecto de Baldwin hace el supuesto tácito de que la rigidez del fenotipo es selectivamente superior a la flexibilidad del fenotipo. Es seguro que con frecuencia no es así. Además, la rigidez del fenotipo muy bien puede ser resultado de la flexibilidad del desarrollo (Thoday, 1953), factor con gran valor selectivo que conduce a una estabilidad aparente del fenotipo que es completamente distinta de la fijeza genética del fenotipo postulado por el efecto de Baldwin. Me parecería que, bien un sistema epigenético como se encuentra en muchas plantas en las que el fenotipo es sumamente modificable, o bien uno análogo al descrito por Thoday, (1953) y Lerner (1954), que consigue una gran estabilidad fenotípica a pesar de la gran variabilidad genética, por la flexibilidad del desarrollo, serían selectivamente superiores al sistema postulado por el efecto de Baldwin. Underwood (1954), Warburton (1956) y Stern (1959) han criticado otros aspectos del efecto de Baldwin y algo de su interpretación por Waddington (1953b, 1956b; véase también 1957, 1960a).

¿Cuál es el veredicto final sobre el significado evolutivo del efecto de Baldwin? Me parece que carece de validez, en la forma tipológica propuesta originalmente por Baldwin, y que no es legítimo transferir el término al fenómeno de la selección de los desplazamientos de umbral poligenéticos. Me parece, además, que cierra la entrada a un término distinto "asimilación genética" (Waddington), para la acumulación de tales genes de umbral poligenéticos por selección. Irreflexivamente puede pensarse, como Baldwin hizo para su selección orgánica, que ésta es una alternativa *versus* la selección natural, o al menos, un caso especial y raro de selección. De hecho lo que Waddington designa como asimilación genética es uno de los aspectos normales del proceso de selección natural. Como *a*) virtualmente todos los caracteres son sumamente poligénicos, y *b*) todos los genotipos tienden a variar fenotípicamente según las condiciones ambientales existentes, la selección natural actuará más enérgicamente sobre los fenotipos extremos (del carácter en cuestión), cualquiera que sea la constelación genética o ambiental que los produzca. El hecho se traducirá en una acu-

mulación e integración de todos los genes que producirán el fenotipo favorecido hasta una extensión óptima en el máximo número de ambientes encontrados. Esto es, creo yo, el proceso normal de la selección de un carácter poligénico y no necesita terminología especial.

La genética y la epigenética de la evolución transespecífica

La naturaleza de las diferencias genéticas entre poblaciones sólo puede analizarse experimentalmente cuando se producen híbridos fecundos. Por este motivo resulta imposible un análisis experimental de las diferencias entre categorías superiores. Algunos evolucionistas, incluyendo algunos genetistas, han basado sobre este hecho la teoría de que hay dos tipos de genéticas, la genética intraespecífica (la genética de la microevolución) y la genética transespecífica (la genética de la macroevolución). Pretenden que los descubrimientos de la genética clásica no concuerdan con los fenómenos observados en la evolución transespecífica. En esto son totalmente correctos. El cuadro de las mutaciones fortuitas (¡la mayoría perjudiciales!) como agentes primeros de la evolución y el regusto tipológico de la teoría del valor selectivo de "un gene, un carácter"; constituyen ciertamente una pobre base para interpretar la macroevolución. Los conceptos más nuevos de genética, desarrollados en las últimas décadas hacen innecesario tal dualismo. Es cierto que es todavía imposible cruzar categorías superiores, pero esto parece cada vez menos importante puesto que la interpretación moderna de la genética intraespecífica (véase los Capítulos IX y XVII) está en total armonía con los fenómenos de la evolución transespecífica. El hecho de que las diferencias genéticas entre categorías superiores no puedan analizarse por el método mendeliano, no es una dificultad especial de la macroevolución, ya que los sistemas poligénicos complejos no pueden analizarse plenamente ni incluso dentro de una sola población (Mather, 1943). Parecería completamente legítimo, pues, estudiar la genética de la macroevolución por extrapolación (véase también Kosswig, 1960).

Lo más importante es comenzar por poner en claro algunas concepciones erróneas que todavía sostienen algunos autores no familiarizados con la genética moderna:

1) La evolución *no* es de modo primario un acontecimiento genético. La mutación simplemente proporciona el acervo de genes con variación genética; es la selección lo que induce el cambio evolutivo.

2) Un carácter *no* es (normalmente) el producto de un solo gene ni un cambio de este carácter indicación de que el gene se ha mutado. Virtualmente todos los caracteres son sumamente poligénicos, y, como la mayoría de los genes son pleiotrópicos, el cambio de un carácter indica una reconstrucción menor o mayor de todo el genotipo.

3) El concepto de que los genes pueden clasificarse en unos superiores que automáticamente se incorporarán al acervo de genes y en otros inferiores que inexorablemente serán eliminados en una simplificación excesiva que conduce a error. El valor selectivo de un gene no es absoluto, sino que, en cada caso concreto, está determinado en gran parte por el medio externo y por el sistema epigenético en el que opera. La selección natural, en consecuencia, no es un problema de simple aritmética. Debe, además, suponerse que los genes de un acervo de genes, que sean miembros de un equipo con éxito, contribuirá por término medio más a la adaptación que nuevos genes añadidos fortuitamente.

La evolución transespecífica no es una cuestión de genes aislados y de mutaciones, sino de complejos totales de genes coadaptados. En cuanto esto se entiende claramente, la interpretación de los fenómenos macroevolutivos resulta mucho menos difícil. El genotipo no es una bolsa llena de bolas de genes desconectados. Como la mayoría de las acciones de los genes son interacciones sobre el desarrollo, el genotipo es un sistema epigenético o, como Waddington lo ha designado un epigenotipo.

La "unitariedad" del genotipo, debido a su sistema epigenético, explica otros muchos fenómenos difíciles de interpretar en términos de la genética de la vaina de guisantes, por ejemplo "tendencias" en cierta familias y órdenes que faltan en otros. Las denominadas direcciones ortogenéticas se deben al hecho de que los cambios evolutivos del fenotipo, debidos a selección natural, están limitados por la amplitud posible de respuesta del epigenotipo. Este sistema epigenético explica además por qué a veces aparecen en híbridos de especies unos caracteres fenotípicos que se conocen en otras especies de la familia pero no en ninguna de las parentales (Steiner, 1958). Una mezcla de dos complejos de genes revela canalizaciones potenciales que están completamente ocultas en los padres. Esta serie de fenómenos es lo que sugiere que la existencia de los denominados caracteres primitivos en las aves que han perdido la capacidad de volar (Ratites) puede no ser un caso de retención sino más bien de recuperación de tales caracteres.

La evolución del genotipo, como un todo, puede explicar también el conocido fenómeno de la inercia evolutiva. Cuanto mayor sea el número de genes que contribuyen a conformar un rasgo del fenotipo, un "carácter", menos probable es que tal carácter responda a la selección natural. Pues muchos de estos genes serán pleiotrópicos y afectarán simultáneamente componentes de adaptación. Esto es la explicación de la semejanza morfológica de unas especies gemelas y de la existencia de caracteres de género, familia y orden. Otros factores que contribuyen a la estabilidad, al nivel de población, son el equilibrio alélico (heterosis) y el equilibrio epistático (interno), como se estudió en los Capítulos IX y X. Casi todo cambio, pero en particular un cambio principal del fenotipo en tal sis-

tema bien equilibrado, será perjudicial. Aunque las sustituciones de genes menores pueden ser frecuentes, el sistema bien amortiguado de las canalizaciones de desarrollo protege al fenotipo contra cambios importantes. Hay oportunidad para la especiación, pero una alteración principal es imposible en tanto que esté intacto el epigenotipo. Un acervo de genes rico en variación genética y con un sistema epigenético bien amortiguado posee gran adaptación, pero hay muchas pruebas que indican que su potencial evolutivo no es tan grande como generalmente se creía. Encontramos una vez y otra en el registro fósil abundantes géneros al parecer sumamente prósperos que han permanecido sin cambiar en lo esencial durante millones de años mientras que tipos, mucho menos comunes, experimentaban simultáneamente un proceso de rápida evolución. Una de las razones de la ausencia en el registro fósil de algunos de los eslabones entre grupos principales es que pertenecen a tales linajes raros.

El estancamiento evolutivo ha constituido siempre un enigma. Para mencionar unos contados tipos braditélicos (Simpson, 1944), ¿cómo *Lingula* ha permanecido casi invariable durante 450 millones de años, o *Limulus* y *Triops* durante más de 200 millones de años? La uniformidad morfológica y el estancamiento evolutivo, con frecuencia se atribuyen a un "vaciamiento" de variabilidad genética. Es mucho más probable que un epigenotipo bien equilibrado sea la causa de tal estabilidad fenotípica y genotípica. De hecho, me parece que almacenar variabilidad genética tal vez no sea un problema evolutivo tan grande como salirse de la camisa de fuerza de un genotipo bien equilibrado. Éste es el problema que Goldschmidt percibió con bastante justeza aunque le buscó una solución no realista ("mutaciones sistémicas"). Como nuevos caracteres no se producen por mutaciones (como pensaban los tipólogos) sino por una reorganización del fenotipo, puede necesitar una "revolución genética" (Capítulo XVII) para conseguir un genotipo perfectamente amortiguado.

El aflojamiento de un complejo de genes coadaptados, íntimamente enlazados, es de suponer que pueda verificarse de muchos modos. Un modo es un cambio rápido del tamaño de población acompañado de un vaciamiento temporal del acervo de genes que se traduce en un cambio brusco de los valores selectivos de los genes incluidos (Capítulo XVII). En plantas, la hibridación puede conseguir el mismo resultado. Una invención bioquímica pudiera afectar a un número de diferentes rutas metabólicas suficiente para provocar una conmoción genética. Finalmente, el surgimiento de toda nueva estructura, por las razones antes dadas, puede establecer una presión de selección suficientemente fuerte y variada para destruir la homeostasis genética. Gran parte de todo esto es evidentemente especulativo, pero me parece que la interpretación que adelantamos concuerda con muchos de los hechos de la evolución transespecífica mejor que las interpretaciones más ortodoxas.

Es evidente que hay numerosos sistemas genéticos, unos que favorecen la especialización, otros una adaptación amplia, general, y unos terceros la exploración evolutiva. Una estirpe debe ser capaz de saltar de unos a otros sistemas para conseguir el máximo éxito evolutivo. Una línea de vanguardia, después de haber hecho una irrupción debe desarrollar especies ampliamente adaptadas para tener un futuro. Una exposición más amplia de los sistemas genéticos y de los tipos de especies se hizo en el Capítulo XIV.

La historia natural de una categoría superior

Algunos evolucionistas han comparado la evolución de una categoría superior con el ciclo de vida de un individuo. Pretenden que una categoría superior pasa por una serie de fases que pueden designarse por los términos de nacimiento, crecimiento, madurez, vejez y muerte. Además, pretenden que tales ciclos de vida a veces son paralelos en varios grupos hasta un grado tal que toda la fauna pasa simultáneamente por tal ciclo. Sin embargo, el análisis más detallado de las faunas fósiles muestra que tales aseveraciones se han exagerado mucho y que las regularidades pretendidas suelen brillar por su ausencia. Es cierto que todo grupo de animales se ha originado en algún momento y que ha desaparecido si no persiste en la fauna reciente. Pero, como han mostrado Rensch (1954, 1960a) y Simpson (1953a, 1959a, 1960a), aquí termina toda la regularidad que pueda encontrarse. La mayoría de las estirpes evolutivas con un registro fósil adecuado han tenido uno o varios períodos de florecimiento ("estallidos") en tanto que contadas líneas parecen haber persistido desde el comienzo al fin, durante períodos de a veces más de 100 millones de años, sin acusadas subidas ni bajadas en la diversificación genérica y familiar. El gran período de proliferación de categorías inferiores con frecuencia se produce inmediatamente después de surgir el nuevo tipo como sucede con los trilobites, nautiloides y algunos de los braquiópodos y corales (Henbest, 1952; Nicol, Desborough y Solliday, 1959). Sin embargo, los reptiles, aunque bien diversificados cuando se registran por primera vez en el Pensilvaniano medio, no tuvieron su gran período de dominancia y de diversidad hasta los períodos Triásico y Jurásico. Los mamíferos han existido desde el Triásico, pero su florecimiento no se produjo hasta más de 100 millones de años después, en las épocas Paleocena y Eocena.

Todavía menos correspondencia con un ciclo de vida se aprecia en el hecho de que muchos grupos hayan tenido repetidos períodos de evolución eruptiva como los crinoideos en los períodos Siluriano, Mississippiano y Permiano o los varios grupos de moluscos. El período de evolución eruptiva puede ser corto como el de los mamíferos al comienzo del Terciario o el de los pulmonados terrestres, mientras que el de los prosobranquios

marinos se prolongó durante 150 millones de años. Los períodos de fuerte evolución eruptiva en animales marinos se han producido en diferentes períodos geológicos a partir de los de animales terrestres; en los océanos en los períodos Ordoviciano, Triásico y Jurásico y en tierra en los períodos Carbonífero y Permiano.

Todos estos hechos demuestran que la semejanza del ciclo de vida de una categoría superior con el ciclo de vida de un individuo es completamente falsa. De hecho el apogeo y la decadencia de categorías superiores es, meramente, el efecto sumario de la superposición de un número de fenómenos evolutivos en gran parte independientes. Cinco de ellos se perciben claramente y de la existencia de otros tenemos indicios. Estos cinco fenómenos son: 1) el origen del nuevo tipo, 2) la gran multiplicación de especies de este tipo; 3) su evolución divergente y radiación adaptativa; 4) el aumento o disminución de la homeostasis genética, y 5) una gradual o brusca disminución y extinción. Cada uno de estos fenómenos puede analizarse particularmente como lo han hecho Simpson (1953a, 1960a), Rensch (1954, 1960a), Stebbins (1950) y los autores citados en sus bibliografías. De estos estudios se deduce que hay numerosos detalles que siguen constituyendo un misterio. ¿Por qué los dinosaurios de tierra y los ammonites del mar se extinguieron bruscamente en el Cretáceo? ¿Por qué algunas clases y fila de invertebrados tuvieron su gran estallido en el Ordoviciano, otros en el Siluriano o en el Mississippiano? ¿Por qué grupos dominantes como los trilobites, graptolites, braquiópodos, fusulínidos foraminíferos y nautiloides fueron desplazados por grupos posteriores? Muchos de estos acontecimientos se verificaron en un tiempo tan remoto que nunca encontraremos respuesta. Sin embargo, resulta claro que no hay nada en la historia de la tierra que no pueda interpretarse en términos de los procesos que sabemos se producen en la fauna reciente. No hay ninguna necesidad de invocar fuerzas vitales desconocidas, aludes de mutaciones ni catástrofes cósmicas.

La especiación geográfica, la adaptación a nichos disponibles (guiada por selección), y la concurrencia son en gran parte las causas de los fenómenos observados (véase Capítulos XVI y XVIII). En otras palabras, la interacción entre organismos y medio es el determinante singular más importante de la elevación y de la caída de los tipos evolutivos. Por ejemplo, la inundación y la desecación alternantes de los bajos continentales ha constituido, al parecer, el factor más importante de la velocidad de especiación de animales marinos de aguas someras. Cuando los bajíos continentales se sumergen profundamente o se desecan por completo, existen pocas barreras geográficas en los océanos y hay poca oportunidad para una multiplicación de especies. En períodos con extensos mares con bajíos someros hay numerosas bahías parcialmente aisladas que dan abundantes oportunidades para la especiación. Cuando las faunas, previamente aisladas, de tales numerosos embalses escapan de ellos y se mezclan, debido a cambios en el nivel del mar, el resultado puede acusarse en el registro fósil por un cambio muy brusco de faunas. Las extinciones masivas de especies de invertebrados marinos en períodos como el Devoniano, Pennsylvaniano y Permiano se deben, al parecer, a la retirada de los mares epicontinentales de los continentes (Newell, 1952, 1956b).

La existencia de especiación, incluso de una multiplicación muy activa de especies, no significa necesariamente una gran actividad evolutiva. Hemos discutido antes la especiación en tipos estables, como *Drosophila*, *Culex* o los gorgojos. Sin embargo, con pocas excepciones, la irrupción en una nueva zona adaptativa va seguida por dos acontecimientos: una colosal aceleración de la velocidad de cambio evolutivo, y un período de "radiación adaptativa". Simpson en particular ha señalado (1944, 1953a, 1959a, 1960a) la rapidez con que un tipo nuevo puede alcanzar un nuevo "grado" filogénico, para permanecer después esencialmente estable. Por ejemplo, los murciélagos (Chiroptera) han evolucionado probablemente desde antepasados análogos a insectívoros en la Paleocena pero el primer registro fósil (en la Eocena media) es, en lo esencial, casi un murciélago moderno. La cantidad de cambio filogenético producido en los peces pulmonados (Dipnoi) durante un período de unos 30 millones de años en el Devoniano medio y posterior, es aproximadamente el doble del cambio producido en los 250 millones de años siguientes (Westoll, 1949; Fig. XIX-4). En el Pennsylvaniano medio donde se encuentran por primera vez reptiles fósiles éstos ya están bien diferenciados en una serie de líneas. Debe haber existido una considerable radiación después de haberse originado al comienzo del Pennsylvaniano. La mayoría del desplazamiento desde la organización de reptil a la de ave se produjo, al parecer, al final del Jurásico y comienzo del Cretáceo, desde entonces las aves del Terciario son casi todas modernas y la mayoría de las aves poco conocidas del Cretáceo han completado también esencialmente el desplazamiento. En vista de la desigualdad de las velocidades de evolución es completamente imposible extrapolar de la velocidad de evolución, a lo largo de un linaje, la que pudo producirse en otros. Algunas velocidades "extraordinariamente rápidas" de la evolución no resultan tan rápidas cuando se calcula la cantidad de cambio por millón de años (Simpson, 1953a; Kurtén, 1959). Una vez que un tipo ancestral se ha "desatado" por descompensación de su homeostasis estructural, epigenética y genética, parece posible que se produzca un desplazamiento bajo la presión de selección muy exaltada en la nueva zona adaptativa. Ello prosigue hasta que se consigue un nuevo equilibrio y se ha integrado un nuevo grado. Simpson (1953a, 1960a) da una exposición más completa que lo que cabe en esta revisión restringida.

El segundo aspecto de toda irrupción principal y, de hecho, incluso de las menores, es un gran desarrollo de tipos inferiores en la nueva zona adap-

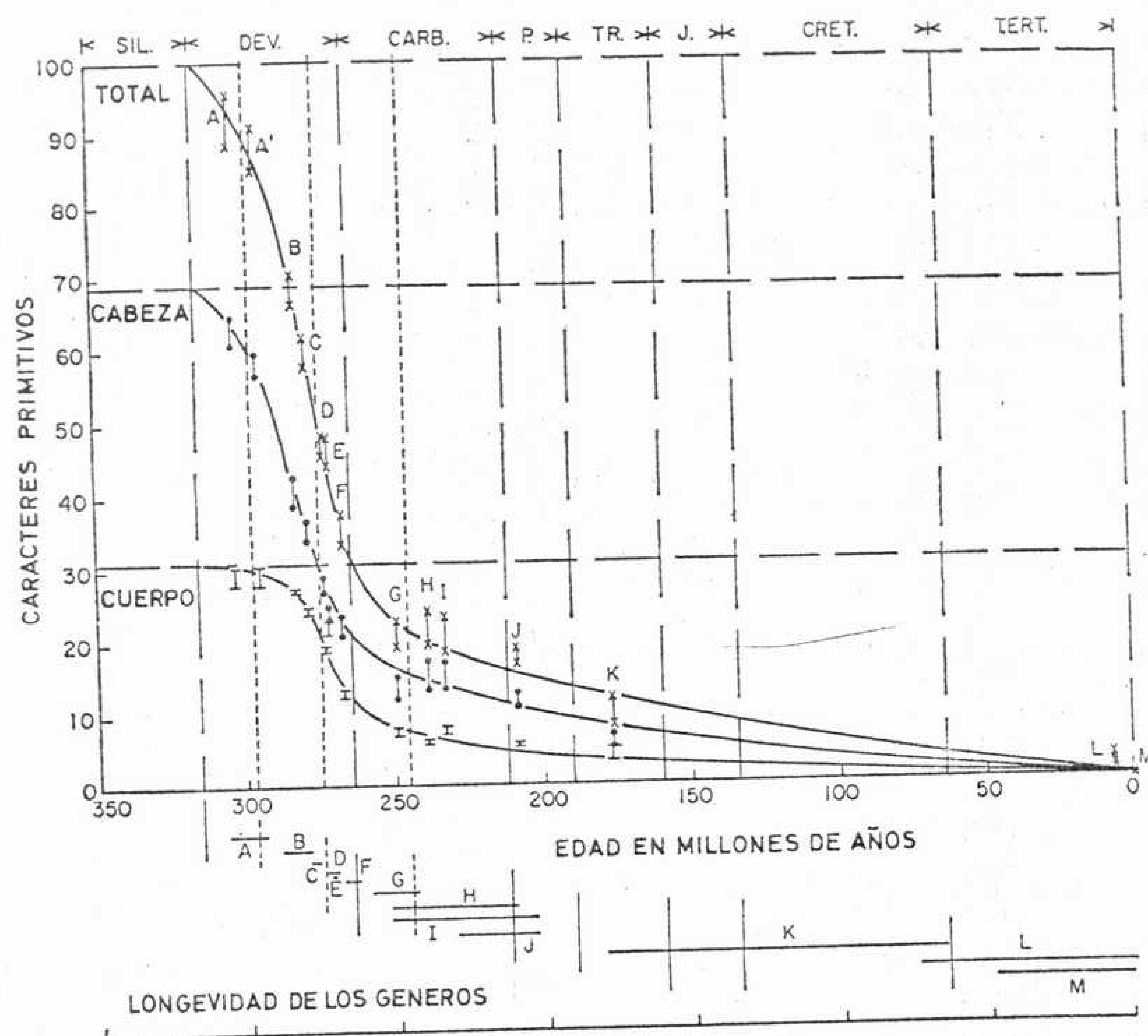


FIG. XIX-4. Gráficas que muestran la velocidad de pérdida de caracteres de tipo ancestral (= adquisición de nuevos caracteres) durante la evolución de los *Dipnoi*. El gráfico inferior da, aproximadamente, los márgenes de tiempo de los géneros principales (A — M). Existe doble cantidad de cambio evolutivo en los primeros 30 millones de años que en los siguientes 250 millones de años. (Según Westoll, 1949.)

tativa, fenómeno que suele denominarse "radiación adaptativa". Cada tipo de animal está adaptado a un cierto modo de vida pero existen numerosos nichos posibles dentro de ese modo. Por ejemplo, las aves están adaptadas para vivir en el aire, pero un vertebrado de sangre caliente que habite en el aire puede elegir miles de nichos que varían desde el de una golondrina al de un picamaderos, al de un pato o al de un pingüino. Sobre la meseta adaptativa "ave" existen numerosas cimas menores que pueden ocuparse. La historia fósil indica que durante los períodos de proliferación se verifican numerosos experimentos que carecen de éxito duradero. Se producen tipos aberrantes, durante tales períodos, tipos aberrantes que desaparecen tan pronto como aparecen. Tales tipos pueden ser, en parte, el producto de la relajación genética de la homeostasis durante el período

de reajuste general del genotipo. Si no hay concurrentes serios ni depredadores, incluso genotipo bastante improbables pueden tener una probabilidad de persistir durante un tiempo. Sin embargo, es inevitable que dejen camino a tipos más prósperos de ramas emparentadas.

El origen de discontinuidades (especiación) y la divergencia evolutiva (radiación adaptativa) son los dos fenómenos evolutivos que (junto con la extinción) ejercen el máximo efecto sobre el tamaño y estructura de las categorías sistemáticas. Si un grupo se "especia" activamente (desarrolla discontinuidades activamente) sin mucha radiación adaptativa, poseerá muchas especies por género. Si un grupo "radia" activamente (desarrollando una intensa divergencia evolutiva) sin gran especiación, desarrollará muchos géneros monotípicos e incluso familias. En la mayoría de los grupos se da una mezcla de ambas tendencias. La independencia de estos dos procesos es la razón principal de la denominada "curva cóncava" de los taxonomistas (Mayr, 1942). Otra razón es, como señala Wright (1941), que la extinción y la especiación tienden a equilibrarse entre sí. La curva cóncava no constituye, ciertamente, una prueba del origen de los géneros por salto, como pretendía Willis (1940).

Extinción. Suponiendo que el número de especies vivas constituya menos del 1 por ciento de las que han existido en una época u otra, la extinción es uno de los fenómenos evolutivos más notorios. Aunque cierto número de especies se ha extinguido siempre en todo tiempo, algunos períodos geológicos, por ejemplo el fin del Permiano, han presenciado mucha más extinción que otros. Acontecimientos cósmicos, como el paso de la tierra por una nube radioactiva, se han invocado como explicaciones, pero el hecho de que los grandes períodos de renovación de la fauna en la tierra no coincidan con los correspondientes en el mar quita toda probabilidad a las teorías cósmicas. Los acontecimientos climáticos y las fluctuaciones del nivel del mar sobre los bajíos continentales son causas mucho más probables. Las especies individuales pueden extinguirse, debido a nuevas enfermedades o nuevas invasiones de una enfermedad (Haldane, 1949c) o a cambios en el ambiente biótico (en particular una pérdida de habitat o la llegada de un concurrente más fuerte), pero en último término su extinción se debe a una incapacidad de su genotipo de responder a las nuevas presiones de selección. A veces se produce una extinción en gran escala cuando dos faunas completas se mezclan por acontecimientos geológicos (fusión de dos continentes o de dos océanos). El alcance de ciertos valores de umbral en la química cambiante del agua de mar puede constituir un factor en la extinción en gran escala. La causa real de la extinción de una especie fósil probablemente siempre quedará insegura. De hecho con frecuencia nos es difícil precisar la causa de la extinción de una especie de la época Reciente. Es, sin embargo, seguro que toda epidemia y principal

de extinciones está siempre correlacionada con un trastorno principal del ambiente.

El papel evolutivo de la especie

Esta consideración de la macroevolución y de las categorías superiores ha abierto nuevos puntos de vista sobre el significado evolutivo de la especie. Las especies íntimamente emparentadas son variaciones sobre un mismo tema. Aunque cada una de ellas ocupe un nicho diferente, estos nichos son, en conjunto, muy semejantes en formas emparentadas. Tales nichos son solamente subdivisiones de una única "zona adaptativa" como diría Simpson. Las zonas adaptativas, en particular las principales, están ocupadas por tipos distintos, como roedores o murciélagos, aves o serpientes, selacios y anguilas. Cada uno de estos tipos adaptativos se caracteriza por un único lote de atributos. Requiere una combinación singular de propiedades genéticas, fisiológicas y morfológicas y una única constelación de condiciones ambientales que capacite a un animal para invadir una zona adaptativa principal única. Sólo una especie de cada 10 000 ó 100 000 poseerá la combinación improbable de características que le preadapte a emprender un desplazamiento ecológico principal.

La real dificultad destacada por Simpson es que el "espacio" ecológico no es continuo. Los insectívoros terrestres y los murciélagos aéreos están separados por una discontinuidad adaptativa, como lo están los petreles buceadores y los pingüinos. La solución de continuidad entre las zonas adaptativas es una zona de desequilibrio adaptativo. Cruzarla es peligroso y pequeña la probabilidad de éxito. Cada nueva especie es un experimento ecológico, una tentativa de ocupar un nuevo nicho. El número de desplazamientos prósperos hacia una nueva zona adaptativa será directamente proporcional al número de nuevas especies que se originan.

Por esta razón no concuerdo con Huxley (1942) cuando dice, que "La formación de especies constituye un aspecto de la evolución; pero una gran fracción de ella es, en cierto sentido, un accidente, un lujo biológico, sin alcance sobre las direcciones con continuidad y principales del proceso evolutivo". Por el contrario siento qúe, el proceso mismo de crear tan numerosas especies es lo que conduce al progreso evolutivo. Las especies, en el sentido de la evolución, son muy comparables a mutaciones. Constituyen también una necesidad para el progreso evolutivo, aunque sólo una entre muchas conduzca a un perfeccionamiento importante del genotipo. Como cada complejo de genes coadaptado posee propiedades diferentes y como estas propiedades son, por así decirlo, impredecibles, se requiere la creación de un gran número de tales complejos de genes para conseguir el que conduzca a un progreso evolutivo verdadero. Visto a esta luz, parece que una prodigiosa multiplicación de especies es un requisito previo para el progreso evolutivo.

Cada especie es un experimento biológico. Hay mucha probabilidad de que el nuevo nicho hacia el que se desplaza, constituya un callejón sin salida evolutivo. No hay modo de predecir en lo que respecta a una especie incipiente si el nuevo nicho en que penetra es una vía muerta o el pórtico de una gran zona adaptativa nueva. Los tetrápodos se remontan a una sola especie ancestral, como los insectos y probablemente las angiospermas. Si este antecesor no hubiera experimentado un desplazamiento de nicho, la nueva zona adaptativa nunca se habría descubierto.

El significado evolutivo de la especie está ahora completamente claro. Aunque el evolucionista pueda hablar de fenómenos amplios, como disecciones, adaptaciones, especializaciones y regresiones no son realmente separables de la progresión de las entidades que despliegan estas direcciones, las especies. Las especies son las unidades reales de la evolución, en cuanto encarnación temporal de complejos de genes bien integrados. Y la especiación, la producción de nuevos complejos de genes capaces de desplazamientos ecológicos constituye el método por el que la evolución progresa. Sin especiación, no habría diversificación del mundo orgánico, no habría radiación adaptativa y muy poco progreso evolutivo. La especie, pues, es la clave de la evolución.

Capítulo XX

EL HOMBRE COMO ESPECIE BIOLÓGICA

La evolución del hombre es un tema tan vasto que se le han dedicado bibliotecas enteras. Sería una locura intentar resumir esta información, ni mencionar el enorme número de interpretaciones contradictorias, en los contados párrafos de un breve capítulo. Me veo obligado a pasar por alto grandes partes del campo, en particular las que se han tratado eficazmente por autores recientes. Mi propia opinión será deliberadamente ecléctica, con un esfuerzo para contribuir a la solución de los problemas en controversia. Quienes deseen conocer más profundamente el tema sacarán provecho leyendo parte de la literatura citada en la nota al pie.* Los títulos citados varían en carácter desde lo técnico a lo popular desde la antropología física a la cultural y desde problemas de población al futuro del hombre. Hasta recientemente se disponía de tan poca información concreta de la historia evolutiva de la humanidad que filósofos, políticos, poetas e ideólogos (hombres como Schopenhauer, George Bernard Shaw —*Volviendo a Matusalén*—, Bergson, Marx, Hitler y Stalin) se consideraban autorizados para publicar sobre el tema. Sus publicaciones en el mejor caso son incompletas y unilaterales, con frecuencia confusas y muchas veces muy perjudiciales. Los tratados sobre la evolución del hombre publicados hace más de 20 ó 30 años resultan notoriamente anticuados para el lector actual.

Los rápidos cambios en nuestras ideas sobre la evolución del hombre han tenido muchas fuentes, algunas de las cuales se considerarán en este capítulo. Particularmente importante es el radical desplazamiento del previo concepto tipológico por los conceptos de población; la aplicación de los descubrimientos de la moderna genética de poblaciones al hombre; y la reinterpretación del papel de factores no físicos, sean culturales o ecológicos, en la conformación del hombre moderno. Mientras que hasta hace

* Cold Spring Harbor Symposium, 1950; Dobzhansky, 1962; Dunn, 1959; Haldane, 1949a; Heberer, 1954-1959; Howells, 1959; Huxley, 1953; Huxley y Huxley, 1947; Le Gros Clark, 1955; 1960; Müller, 1960; Rensch, 1959; Roe and Simpson, 1958 (varios autores); Tax, 1960b (numerosos autores); Washburn, 1950; Washburn y Avis, 1958; Washburn y Howell, 1960; Waddington, 1960b.

pocos años el estudio de la evolución del hombre era dominio exclusivo de los antropólogos, el interés por el tema se ha extendido a la esfera de los genéticos, sistemáticos, paleontólogos de mamíferos, ecólogos y otros especialistas biológicos. Cada especialista tiende a abordar el problema central desde una dirección distinta y de este modo arroja luz sobre aspectos previamente pasados por alto. Al principio, cada aproximación unilateral tiende a provocar conflictos. Sin embargo, a largo plazo, es el método más fecundo por el cual puede lograrse una comprensión equilibrada de un campo tan complejo.

Los descubrimientos de homínidas fósiles se han sucedido recientemente con tanta rapidez que toda aseveración que podamos hacer quedará anticuada dentro de un año o dos. Quien no se satisfaga con registrar datos crudos, sino que intente elaborar una interpretación causal de la evolución humana tiene peligro de equivocarse. El mejor modo de descubrir contradicciones y lagunas en nuestra comprensión es intentar relatar una historia coherente.

En ninguna otra rama de la ciencia los investigadores han estado tan dominados por prejuicios como en la ciencia del hombre. Los seres humanos parecen completamente incapaces de hablar de sí mismos y de su historia sin poner una carga pasional en un sentido u otro. El investigador de la evolución humana debe estar continuamente sobre aviso de este hecho. El objeto específico de este capítulo es aplicar los descubrimientos más significativos de los capítulos I-XIX de este volumen a la evolución del hombre.

El hombre es una especie animal, como resulta evidente en cuanto se aplica el concepto de evolución al hombre. Comparte muchas características con otras especies y permite una consideración más equilibrada del hombre abordar su estudio desde el punto de vista del biólogo. Pero no habría error más trágico que considerar al hombre "meramente como un animal". El hombre es singular; difiere de los restantes animales en numerosas propiedades como son el lenguaje, la tradición, la cultura y el período enormemente dilatado de crecimiento y de cuidado paternal. Así ha sido señalado por Huxley, Haldane, Simpson, Dobzhansky y otros autores recientes. Mi propia exposición de algunos aspectos del hombre es explícitamente unilateral. No estoy calificado para tratar de las propiedades culturales, fisiológicas y sociológicas del hombre. Prestaré atención abiertamente a los aspectos biológicos de la evolución del hombre y procuraré contestar a las preguntas que deben responderse como consecuencia de los recientes progresos en nuestra comprensión de la evolución biológica. ¡Que el lector no olvide las limitaciones de mi enfoque del hombre!

La filogenia del hombre

El hombre es tan producto de la evolución como cualquier otro organismo. De hecho el hombre es la criatura histórica por excelencia. No sólo posee una herencia biológica, sino una herencia cultural, lo que hace que esté ligado a la historia de dos modos distintos. El surgimiento gradual del ser humano "no es meramente el de un animal" y las fuerzas que llevaron a cabo esta evolución no pueden comprenderse plenamente y son motivo de mucha controversia, en parte porque en la reconstrucción de la filogenia humana hay todavía muchos puntos dudosos. Sin embargo, recientemente se han hecho progresos considerables, no sólo por el descubrimiento de muchos más homínidas fósiles, en el sur de Asia y en África, sino también, lo que tal vez sea más importante, por la revisión de algunos conceptos básicos de evolución filogénica. Nuestros conceptos sobre los eslabones perdidos, la evolución de los "tipos", la irreversibilidad, el papel de las mutaciones y del ambiente en la evolución, la variabilidad de las muestras de población, y la especie, han cambiado tanto en años recientes que incluso los homínidas fósiles antes conocidos han de considerarse ahora a una luz muy distinta que hace sólo 20 años.

El hombre es tan notoriamente semejante a otros determinados mamíferos que ningún biólogo puede discutir el parentesco íntimo. Incluso mucho antes de que la evolución se considerara seriamente, Linneo situó al hombre en el orden Primates junto con los monos. Aunque sin entenderla en términos de biología evolutiva, esta ordenación se aceptó generalmente por los autores postlinneanos. Los estudios de anatomía comparada confirman la gran semejanza entre el hombre y los monos antropoides (Pongidae).

Como en todas las investigaciones filogénicas, en la evolución del hombre se implican dos aspectos que deben distinguirse entre sí cuidadosamente, para evitar confusiones. Uno, es la ramificación de los homínidas de la línea de los póngidos (especiación), y, el otro, cuándo se alcanzó el nivel humano dentro de la línea de los homínidas (suponiendo que los primeros representantes de la línea de los homínidas eran todavía monos antropoides). En consecuencia, hemos de responder a dos cuestiones:

1) ¿Cuándo y dónde la línea de los homínidas se separó de la línea de los antropoides que dio lugar a los Pongidae y a qué se asemejaba el eslabón perdido?

2) ¿Por qué fases pasó la línea de los homínidas después de separarse de la línea de los póngidos antes de alcanzar el nivel genuinamente humano?

La investigación del eslabón perdido

Los parientes más próximos al hombre entre los primates vivos son indudablemente los denominados monos antropoides. Constan de tres grupos, que tal vez convenga considerar como tres géneros, todos pertenecientes a la familia Pongidae. Son el chimpancé y el gorila (género *Pan*) en

Tabla XX-1. *Algunas diferencias entre el hombre y los antropoides*

Características	*Hombre*	*Antropoides*
Huesos largos de las extremidades inferiores	Más largos que los de las superiores	Más cortos que los de las superiores
Huesos del tarso	Bastante largos, dedos bastante cortos	Bastante cortos, dedos bastante largos
Tronco	Corto comparado con las extremidades inferiores	Largo comparado con las extremidades inferiores
Columna vertebral	Alternativamente curvada hacia atrás y hacia adelante	Recta o curvada uniformemente hacia atrás
Pierna	En postura erecta, recta en la rodilla y articulación de la cadera	Curvada; las rodillas vueltas hacia fuera
Articulación entre el cráneo y la columna vertebral	Casi en el centro de la base del cráneo	En la parte de atrás del cráneo
Caninos	No más largos que los premolares	Largos colmillos
Corona del primer premolar inferior	No especializada (bicúspide)	Con un borde cortante como una navaja
Arco dental	Redondeado sin ángulos agudos	Comprimido lateralmente con filas laterales de dientes casi paralelas
Mandíbulas	Cortas	Largas y anchas
Rostro	Corto, vertical, bajo el cerebro	Largo, enfrente del cerebro, sobresaliente
Cerebro	Grande	Por término medio 1/3 del humano

África, el orangután *(Pongo)* en las Indias orientales (Borneo y Sumatra) y el grupo de los gibones *(Hylobates)* en el sur de Asia y en Indias orientales. Algunas de las diferencias entre el hombre y los antropoides vivos se recogen en la Tabla XX-1.

Los antropoides vivos, a pesar de todas sus diferencias, comparten varios denominados "caracteres de antropoide", como son caninos fuertes, in-

cisivos grandes, forma sectorial del primer premolar inferior, repisa símica de la mandíbula, pies especializados y brazos fuertes para andar por las ramas. Estas características son notables y constituyen una diferencia bien visible entre el hombre y los antropoides. Sin embargo, la teoría de la evolución exige que el hombre y estos antropoides posean un antepasado común.

Durante largo tiempo, el estudio del hombre fósil fue esencialmente la busca de una forma intermedia, el "eslabón perdido". Al principio nadie sabía exactamente lo que buscaba. Las primeras reconstrucciones, por ejemplo la de Haeckel, representaban una criatura que, carácter por carácter, era intermedia entre el hombre y el chimpancé. Esto implicaba que el hombre tenía como antepasado directo al chimpancé, que el chimpancé se detuvo en su evolución en cuanto dio origen a la estirpe humana, y que todos los órganos evolucionaron a la misma velocidad. Con la misma falta de fundamento se supuso que los antropoides vivos son primitivos y que el hombre ha pasado por una fase representada por estos antropoides. Numerosos descubrimientos fósiles recientes han puesto en claro que los antropoides han evolucionado tanto, desde que se ramificaron desde el tronco común de antropoides y homínidas, como la línea homínida. De hecho, en muchos aspectos morfológicos la línea antropoide se parece menos al antepasado común que el hombre moderno. Para descubrir el antepasado común de los Hominidae y los Pongidae debemos buscar una criatura que carezca de la especialización de andar por las ramas de los Pongidae vivos, del bipedalismo completo y del desarrollo del cerebro de los hominidae recientes, pero que posea alguna de las características por las que antropoides (incluyendo *Homo*) difieren de los monos cercopitecoides. Formas próximas a la criatura postulada se han encontrado en el Mioceno inferior de África.

Antropoides de la época Miocena

Los descubrimientos fósiles en África oriental comprenden varios géneros de antropoides claramente separados de la rama cercopitecoide regular de primates. Puede reconocerse tres grupos (Le Gros Clark, 1950). El género *Limnopithecus* está emparentado con los gibones. Todavía más cerca de los gibones modernos, en lo que respecta a dientes y mandíbula, está el *Pliopithecus* de Europa. El descubrimiento de algunos esqueletos bastante completos (Zapfe, 1958) revela que esta forma no era un habitante especializado en andar por las ramas colgado de los brazos y que las proporciones de las extremidades anteriores (en relación con el tronco) no se desvían sustancialmente de las del hombre o de los antropoides del Mioceno africano. Esto constituye la plena confirmación de la deducción brillante de Schlosser (1901) de que "el alargamiento notorio del brazo superior de los antropoides es meramente una especialización reciente que con seguridad no se remonta más allá del Plioceno".

El segundo tipo de antropoides del comienzo del Mioceno está representado por el género *Proconsul,* cuyas especies varían de tamaño desde más pequeños que el chimpancé a iguales al gorila. Muchos caracteres del *Proconsul* califican este género como próximo a la ascendencia del gorila y del chimpancé aunque todavía carece de algunas de las especializaciones de antropoide como son brazos para andar por las ramas y repisa símica. De hecho Le Gros Clark y Leakey (1951) llegan a la conclusión

de que las características de los cráneos de los monos africanos actuales, como son el toro fuerte supraorbital, las grandes órbitas circulares y dirigidas hacia adelante asociadas con el fuerte desarrollo de sus bordes laterales, el ensanchamiento de la extremidad inferior de la abertura nasal, la prolongación hacia abajo y hacia adelante de la parte subnasal del premaxilar y la anchura de las regiones sinfisiales de la mandíbula asociadas con una hipertrofia relativa de los incisivos y el desarrollo de la repisa símica son probablemente, todos ellos, desarrollos secundarios que aparecen en una fase tardía de la evolución.

La falta de todas estas especializaciones de los antropoides posteriores que, sin embargo, difieren claramente en la dentición y en las proporciones del esqueleto facial respecto a los cercopitecoides, sitúa al grupo *Proconsul* muy próximo a la línea de los homínidos. Es improbable que la línea de los homínidos arranque directamente del *Proconsul.* Sin embargo, el mero hecho de los caninos grandes no descalifican a este grupo de ser la ascendencia de los homínidos, puesto que hay un período de unos 20 millones de años entre la época del *Proconsul* y la del *Australopithecus.* Hay, pues, mucho tiempo para que se reduzcan los caninos. Sin embargo, se conoce un tercer grupo de antropoides procedentes del Mioceno y Plioceno de África y Asia, algunos de los cuales parecen próximos a la línea de los homínidos. Incluye géneros como *Dryopithecus, Sivapithecus, Ramapithecus* y *Bramapithecus. Ramapithecus* es, por mucho, el candidato más probable como ascendiente humano (Simons, 1961), juntamente con el *Kenyapithecus* recientemente descubierto.

Finalmente existe el *Oreopithecus* procedente del Plioceno inferior, sujeto a controversia, que se encontró en una capa italiana de carbón. Tanto si se le clasifica como cercopitecoide o como hominoide, es demasiado aberrante para considerarlo como un eslabón perdido.

Aunque sean escasas las pruebas permiten sacar algunas conclusiones. Hay tres teorías principales respecto al punto de ramificación entre póngidos y homínidos. Según la primera, la línea homínida se ramificó del tronco común de los antropoides vivos antes de que éstos se desdoblaran en tres líneas separadas. Esta teoría se basa en las numerosas similaridade entre los antropoides vivos así como en las numerosas peculiaridades del

hombre que lo separan de los otros primates. El descubrimiento de que las adaptaciones para vivir en las ramas de *Hylobates, Pongo,* y *Pan* se deben a paralelismo evolutivo, y la existencia bastante temprana de gibones inconfundibles (*Limnopithecus* del Mioceno anterior) hace esta alternativa sumamente improbable. La segunda posibilidad es que la línea de los homínidas se ramificara después de la línea del gibón pero antes de que los póngidos se desdoblaran en las líneas que en su tiempo dieron lugar a *Pan* y *Pongo*. El desdoblamiento entre homínidos y póngidos en este caso se habría verificado en el Oligoceno posterior o en el Mioceno anterior aproximadamente hace unos 25-30 millones de años. La tercera posibilidad es que la línea de los homínidas se ramificara a partir de la línea de monos africanos (chimpancé y gorila) en una fecha relativamente reciente mucho después de que la línea de los póngidos se hubiera desdoblado en la rama asiática *(Pongo)* y la africana *(Pan + Homo)*. No se conocen fósiles que aboguen claramente en favor de la segunda o de la tercera alternativa. Los géneros y especies cruciales pueden muy bien haber habitado los bosques tropicales que no dejan un registro fósil abundante. La búsqueda del primer fósil inconfundiblemente homínida no ha terminado. Sin embargo, un análisis de las hemoglobinas (Zuckerkandl y col., 1960) y de proteínas del suero (Goodman, 1962) demuestra concluyente que la tercera alternativa es la correcta.

Tipos de Homínidas

Existe una larga solución de continuidad en el registro fósil entre el Mioceno anterior de África oriental, con sus ricos depósitos de antropoides y el Pleistoceno anterior, rico en fósiles de homínidas. Los fósiles antropoides de los 20-25 millones de años intermedios son o fragmentarios *(Kenyapithecus, Ramapithecus)* o decididamente de póngidos. En consecuencia, no se sabe por qué fases ha pasado la línea de los homínidas en las épocas Miocena y Pliocena. Considerando lo primitivos que son los primeros homínidas conocidos de la Pleistocena puede sacarse la conclusión de que la evolución de los homínidas en el Terciario fue bastante lenta.

Dentro de la Pleistocena pueden distinguirse tres fases, bastante bien definidas, de progreso homínida: 1) la fase *Australopithecus* del Villafranquiano posterior de África, pero que cubre una extensión considerable de tiempo; 2) el *Homo erectus* (*"Pithecanthropus"*) fase del Pleistoceno medio en África, Europa y Asia; y 3) la fase *Homo sapiens* en el Pleistoceno posterior. Cada uno de estos tres grados se caracteriza por un tamaño distinto de cerebro, por otras características físicas y por ciertos instrumentos de piedra (Washburn y Howell, 1960).

Los Australopithecus

El primer descubrimiento de este tipo de homínidas, el cráneo de un individuo inmaturo, se hizo en 1924 en Taung * en Bechuanalandia. Ha sido descrito por Dart como *Australopithecus africanus*. A partir de 1936 el difunto Robert Broom y sus colaboradores descubrieron otros lugares más en Transvaal, de modo que, de todos los homínidas fósiles, este grupo es el que está más abundantemente representado. Estos hombres-mono sudafricanos se caracterizaban por una dentición esencialmente homínida consistente en caninos pequeños, premolares típicamente bicúspides y un tipo de cúspides molares semejantes a las del hombre de Java. Los dientes están dispuestos en una arcada lisa de forma elíptica sin ninguna solución de continuidad (diastema) entre los caninos y los dientes adyacentes. Los huesos de la pelvis y de la pierna están construidos de acuerdo con las estirpes homínidas e indican una postura erecta aunque no tan perfeccionada como la del hombre moderno. También indican postura erecta la situación del cóndilo occipital (la articulación del cráneo con la columna vertebral) que mira esencialmente hacia abajo, como en el hombre moderno, en vez de hacia atrás como en los antropoides. Otros caracteres de homínidas descubre un estudio detenido del cráneo. Sin embargo junto a estos caracteres humanos hay otros que conectan estos homínidas con sus antepasados antropoides. La capacidad craneal es poco mayor (con respecto al tamaño del cuerpo) que en los grandes monos modernos. Las mandíbulas son sumamente grandes en comparación con el cráneo y los huesos del cráneo, en particular los huesos de las mandíbulas, son tremendamente gruesos y poderosos.

Un observador imparcial no puede evitar la conclusión de que estas formas son miembros claros de la línea evolutiva homínida que no han alcanzado aún el nivel de hombre. En África del Sur, los australopitecos se han encontrado en cinco sitios diferentes por lo menos y cada nuevo hallazgo se describe al principio como una especie o género distinto. Ahora resulta evidente que en África del Sur existieron dos tipos distintos. El más antiguo es *Australopithecus* (en sentido estricto) que es el único representante del hombre-mono sudafricano en los tres lugares más antiguos, Taung, Macapan y Sterkfontein. No es notorio el dimorfismo sexual en el cráneo ni la dentición está especializada. Los incisivos y caninos son relativamente grandes, mientras que los molares no han aumentado demasiado de tamaño y no presentan grandes crestas óseas en el cráneo para la fijación de músculos. Un segundo tipo, *Paranthropus*, encontrado en los depósitos posteriores de Swartkrans y Kromdraai es una forma mayor con un dimorfismo sexual más acusado. Los incisivos y caninos son muy peque-

* Así debe escribirse, no Taungs.

ños, mientras los molares son grandes y existen crestas óseas acusadas en el cráneo, en particular en los machos adultos.

No se sabe nada de la relación entre las dos formas, pero parecen pertenecer a dos líneas filéticas diferentes, *Paranthropus,* al parecer representa una línea lateral especializada, tal vez más vegetariana, que diverge más que *Australopithecus* del tipo humano. Leakey y col. (1961) descubrieron otro miembro del grupo *Paranthropus* en África oriental y le denominaron *Zinjanthropus.* Como se encontró en un lugar abierto (y no en una cueva) y estaba acompañado por muchos fósiles, su edad relativa puede darse con bastante exactitud como del Villafranquiano superior (contemporáneo del *Australopithecus* de África del Sur o incluso un poco anterior). Lo que esto signifique en términos de cronología absoluta es todavía objeto de controversia. Los datos convencionales relativos al Villafranquiano superior señalan aproximadamente unos 600 000 años mientras que Evernden y Curtis (en Leakey y col., 1961) han calculado una edad de 1 750 000 años sobre la base del método del potasio-argon. Se han elevado objeciones a la exactitud de este método, de modo que hay que acoger el dato con reservas. Cualquiera que sea la fecha absoluta, el aspecto más importante de este fósil recientemente descubierto es su asociación con instrumentos de tierra del cultivo Oldowano (pre-Chelles-Acheulense) junto con señales de fabricación de utensilios: abundantes esquirlas residuales y una piedra-martillo. Desgraciadamente, incluso esta asociación no es decisiva puesto que restos de esqueleto descubiertos más recientemente en los mismos estratos son de tipo *Homo* (Leakey, manuscrito). Sin duda, es más probable atribuir a una especie de *Homo* la fabricación de estos instrumentos que a *Zinjanthropus.* Instrumentos similares se han encontrado en Sterkfontein en África del Sur, aunque ninguno se ha encontrado en los estratos bajos más ricos en *Australopithecus.* Utensilios de esta cultura se han encontrado en muchas localidades del Pleistoceno inferior de África, siempre asociados con fauna villafranquiana (Howell, 1959), pero no en ninguna parte fuera de África. Nuevos descubrimientos se suceden tan rápidamente que todo lo que se infiera puede desautorizarse por hechos nuevos antes de imprimirse. Lo que parece bien establecido es que homínidos fabricantes de instrumentos se difundieron en el África villafranquiana, posiblemente de varias especies y con seguridad de numerosas razas locales.

Al llegar a este punto hay que decir algo acerca del tamaño general de estos primeros hombres-mono. Si se compara solamente sus cráneos y mandíbulas macizas y sus grandes dientes con los del hombre moderno pudiera sacarse la conclusión de que debían haber sido gigantes. Al descubrirse fragmentos de mandíbulas y dientes en el sudeste de Asia se describieron, de hecho como restos de gigantes (Weidenreich, 1945, 1946). Ahora que se ha dispuesto de suficiente material de esqueleto corporal es evidente que el *Australopithecus* probablemente no excedía de 1,5 m de altura siendo probablemente algo más bajo que un bosquimano moderno. Estas pruebas contradicen claramente la noción popular de que el hombre desciende de una estirpe de gigantes. También niega la hipótesis de que el desplazamiento de los homínidas originales de un modo de vida más arbóreo a uno más terrestre hubiese sido forzado por un aumento excesivo de tamaño corporal.

Los australopitecos son una extraordinaria mezcla de caracteres de mono y de caracteres humanos. La pelvis y las extremidades inferiores se asemejan mucho a los del hombre moderno (sin duda no son idénticas) lo que indica una locomoción esencialmente bípeda. Sin embargo, por sus pequeños cerebros y grandes mandíbulas se asemejan a los monos. El hecho de que la línea humana haya pasado por una fase similar no es nada improbable. De hecho, los australopitecos no poseen un solo carácter o combinación de caracteres que los descarte con claridad de la línea principal de la evolución humana. En lo que respecta a la admisión del género *Australopithecus* depende algo de la evaluación de sus características. Como realmente posee ya los caracteres morfológicos de *Homo,* como son postura erecta, caninos reducidos y premolares bicúspides, señalé en tiempos que, "ni incluso *Australopithecus* tiene pretensiones inequívocas de separación genérica" (Mayr, 1950a). Concuerdo ahora con los autores que desde entonces han señalado, no solamente que la locomoción erecta era todavía imperfecta, sino también que la evolución tremenda del cerebro desde el *Australopithecus,* que permitió al hombre entrar en un nicho tan completamente diferente, justifica plenamente la separación genérica. Aquí, como en otros casos, es importante no sólo contar los caracteres, sino también ponderarlos. La evolución de cerebro justifica la separación genérica entre *Australopithecus* y *Homo,* cualquiera que sea la semejanza en otros caracteres. El Parantropus, nombre aquí usado en sentido vernáculo, difícilmente muestra respecto a *Australopithecus* el grado de diferencia necesario para justificar el rango genérico.

Los pitecántropos

El homínida fósil más famoso antes del descubrimiento de los *Australopithecus* era *Pithecanthropus.* Haeckel troqueló este nombre para el "eslabón perdido" y así estimuló en alto grado la imaginación de muchos jóvenes para buscarlo. Un joven anatómico holandés, E. Dubois obtuvo un nombramiento de médico del ejército en las Indias orientales y pudo ponerse en busca del eslabón perdido y, para sorpresa de todos, y probablemente suya, realizó su intento. En 1891 encontró una bóveda craneana en Trinil, al este de Java, y al siguiente año, unos 15 ó 20 metros más allá, en el mismo depósito fluvial, un fémur y otros restos de esqueleto. La

publicación de Dubois sobre el *Pithecanthropus erectus*, de 1894, desencadenó una de las controversias más ardorosas en la historia de la antropología, rica en controversias cálidas. Unos autores consideraron los restos como humanos, otros como antropoides. Los últimos estaban en desacuerdo respecto a si el parentesco era más íntimo con el orangután, con el gibón o con el chimpancé. En lo que respecta al fémur, la mayoría era de la opinión que no correspondía a la bóveda craneana porque era de "un tipo diferente". *Pithecanthropus* permaneció sujeto a controversia hasta von Koenigswald, que en los años de 1930 exploró sistemáticamente con enorme energía los lechos fósiles de Java y sacó a la luz muchos más ejemplares y mucho mejores (Le Gros Clark, 1955).

El hombre de Java está tan próximo al hombre moderno en todos los caracteres anatómicos esenciales que no parece aconsejable situarlo en un género distinto. Lo consideraremos como *Homo erectus* en la exposición que sigue. Algunos de los caracteres primitivos de esta forma son su frente baja, la pequeñez del cráneo en su conjunto, la alta línea de adherencia de los huesos occipitales, el fuerte borde supraorbital y lo pesado del cráneo. El carácter más importante es el pequeño tamaño del cerebro, que indica un volumen endocraneano de 775-1 000 cm³ con un promedio que se calcula inferior a 900 cm³. Sin embargo, este volumen representa un enorme avance sobre los australopitecos.

El hombre de Java tuvo gran importancia en la historia del descubrimiento de los homínidas fósiles por ser el primer hombre fósil conocido fuera del margen de variación del *Homo sapiens* politípico (*sensu lato*). Muchas características que al principio se consideraron enigmáticas e incongruentes, como la combinación de una mandíbula de mono y de un fémur casi moderno, se consideran completamente naturales hoy que conocemos el *Australopithecus*. Tal vez el enigma mayor que resta acerca de *Homo erectus* sea su edad, si es sólo de la época Pleistocena media o si también vivia en la Pleistocena anterior.

El hombre de Java y el hombre de Pekín (en un principio denominado *Sinanthropus pekinensis*) se consideraron, durante mucho tiempo, los únicos representantes de la fase de *Homo erectus* de la evolución humana. Hoy se comprueba que el famoso *Homo heidelbergensis* (conocido por una sola mandíbula encontrada en Mauer cerca de Heidelberg, Alemania) a pesar de su aspecto más moderno es en líneas generales contemporáneo del hombre de Java (fin del primer interglacial o comienzo del segundo glacial) y se superpone su margen de tiempo con el de los últimos australopitecos (Kromdraai). Que el hombre de Heidelberg constituye un tipo diferente de los pitecántropos asiáticos se aprecia por su combinación peculiar de mandíbula grande y dientes relativamente pequeños, casi "modernos". Sin embargo, tres mandíbulas encontradas por Arambourg (1955) en el norte de África (hombre de Ternifine) concuerdan razonablemente, en sus caracteres principales, con el hombre de Pekín. ¿Qué razas de homínidas existían en las regiones intermedias y cómo estaban relacionadas con el "*Telanthropus*" (véase luego) de Sudáfrica? Ésta es una de las muchas cuestiones que sufrimos por no poder contestarlas.

La fase de *Homo erectus* se caracteriza por un esqueleto óseo que, en cuanto sabemos, no difiere del hombre moderno en ningún carácter esencial. Difiere del hombre moderno en que posee un cráneo y dentición más grande y cerebro menor (aunque al parecer el tamaño del cráneo se superpone con variantes individuales normales del hombre moderno). Son diferencias de especie verdadera, pero sería difícil atribuirles rango genérico en una clasificación de vertebrados. La mayoría de los homínidas fósiles se describen por anatómicos què parecen haber pensado que todo ejemplar debe tener una combinación de dos nombres distintos equivalentes al nombre y apellido actuales. En el mejor de los casos consignan en una nota al pie que sus *Paleoanthropus*, *Africanthropus* o *Meganthropus* no deben considerarse equivalentes a los nombres genéricos de los zoólogos. Esto no es una excusa. Los nombres genéricos, los nombres específicos y los nombres subespecíficos indican niveles distintivos, sistemáticos y evolutivos, y sólo puede resultar confusión de que cada especie o raza, en el tiempo y en el espacio, se designe como un género distinto. Repito que desde un punto de vista zoológico no veo razón para considerar al hombre de Java como un género aparte.

Tendencias evolutivas de la línea homínida

Cuando comparamos los antropoides del comienzo del Mioceno con los australopitecos, pitecántropos y el hombre moderno, se nos impone una manifiesta serie evolutiva, a pesar de las grandes lagunas en nuestro conocimiento. Para alcanzar el rango de *Homo sapiens* los antepasados del hombre han pasado por una serie de etapas que intentaré caracterizar.*

Locomoción bípeda y uso de utensilios

Al parecer ninguno de los antropoides de mediados del Terciario eran habitantes especializados para bracear por las ramas y los antepasados del hombre de este período es de suponer que se movieran de modo análogo a como lo hacen la mayoría de los monos cercopitecoides (sin especializar) de la actualidad, completamente adaptados a la vida arbórea pero de un modo general y no especializado. La adquisición de la postura erecta y de la locomoción bípeda fue el acontecimiento clave en la evolución

* Un borrador de esta sección estaba manuscrito cuando se publicó la exposición muy similar pero mucho más autorizada de Washburn y Howell (1960), sobre la que me he apoyado para algunos detalles.

de la línea de los homínidas (desgraciadamente, sin documentar por pruebas fósiles). Sin duda, todos los antropoides son capaces del caminar bípedo pero su postura erecta difiere de la del hombre en muchos respectos. Se necesita una serie de desplazamientos de estructura, en particular un desplazamiento del ligamiento del glúteo máximo (Washburn, 1950) para conseguir el tipo determinado de pie y de locomoción erecta característicos del hombre. La locomoción bípeda es, en conjunto, una forma de locomoción relativamente ineficaz para un mamífero. Sus ventajas, muy bien examinadas por Bartholomew y Birdsell (1953), no solamente abren el hábitat terrestre a una criatura anteriormente arbórea, sino, lo que es más importante, liberan parcialmente las extremidades anteriores para otras funciones. Permitió el uso de las manos para la manipulación eficaz de utensilios ventajosos como piedras, palos o huesos.

Se ha pretendido que el uso diestro de utensilios hubo de ejercer una fuerte presión de selección en favor del aumento del tamaño de cerebro hasta que el cerebro fue lo suficientemente grande para capacitar a su poseedor para fabricar por sí mismo sus útiles. El descubrimiento de culturas de piedra en homínidas de cerebro bastante pequeño nos obliga a modificar nuestras ideas. Hoy parece probable que el uso de utensilios sea un carácter homínida antiguo, supuesto defendido por la facilidad con la que, por ejemplo, los chimpancés los adoptan. En lugar de pensar que el bipedalismo haya permitido que las manos puedan ejercer otras funciones comienza a sospecharse que el bipedalismo tal vez se haya perfeccionado aceleradamente por la preocupación de dedicar la extremidad a otra función, la de la "manipulación". El uso, y tal vez incluso la fabricación, de utensilios sencillos no parece requerir un gran aumento en capacidad craneana, ni necesita una reconstrucción principal de la extremidad anterior. El brazo y la mano cambiaron muy poco desde el tiempo en que la mano se utilizó principalmente para agarrar una rama hasta el momento en que se utilizó para tocar el piano o para reparar un reloj fino.

Algunos antropólogos pasan por alto la frecuencia del uso de utensilios en el reino animal. "No sólo los otros primates usan útiles —el uso de palos y de piedras por los chimpancés y por los babuinos es en general familiar— sino por animales en que tan poco se pensaría como la nutria y uno de los pinzones de las Galápagos, que de una manera rutinaria utiliza piedras o palos para conseguir alimento" (Bartholomew y Birdsell, 1953). Todo naturalista puede citar muchos casos más, como los tilorrincos, que utilizan pinceles, las arañas que utilizan redes, las avispas que endurecen el suelo que recubre sus nidos introduciendo en ellos guijarros, etc. En la mayoría de estos casos el uso del utensilio es o sumamente incidental (como sucede con los tilorrincos) o es el componente de una pauta de conducta única bastante rígida. En el caso del hombre existe o existía una correlación directa entre la supervivencia y la habilidad en

el uso de los utensilios. Bartholomew y Birdsell tienen razón al decir que el hombre es el único mamífero que continuamente depende de utensilios para sobrevivir. Su dependencia del uso aprendido de éstos implica el desarrollo de una posibilidad de conducta previamente inexplotada, lo que desencadena presiones de selección totalmente nuevas.

Tamaño de cerebro y lenguaje

El supuesto de que homínidas de cerebro bastante pequeño eran fabricantes y usuarios expertos de utensilios planteó, al principio, la cuestión de la naturaleza de la tremenda presión de selección que provocó un aumento del tamaño del cerebro durante la Pleistocena media a una velocidad sin precedentes (Haldane, 1949b). La capacidad craneana media se elevó desde 1 000 a 1 400 cm^3 en menos de un millón de años. Un cuadro aproximado de esta evolución resulta de una lista de capacidades craneales (omitiendo valores extremos):

Chimpancé y gorila	325 - 650 cm^3
Australopitecos	450 - 650 "
Hombre de Java	800 - 1 000 "
Hombre de Pekín	900 - 1 100 "
Hombre de Neanderthal y Moderno	1 200 - 1 600 "

Parece probable que la capacidad de hacer utensilios contribuyera mucho menos a esta presión de selección que la necesidad de un sistema de comunicación eficaz, es decir, la palabra. La previsión y la capacidad de dirección se exaltaría mucho por una capacidad para la comunicación articulada. Muchos aspectos de la inteligencia y del planeamiento hubieran tenido poco valor de supervivencia sin un medio de comunicación mucho más eficaz que el de los monos antropoides. Luego se considerará el posible papel de la estructura familiar de los primeros homínidas en la aceleración de la evolución del cerebro.

La línea de los homínidas estaba preadaptada para el desarrollo del lenguaje, gracias a la posición baja de la laringe, a la forma oval de la fila de dientes, a la ausencia de diastemas entre los dientes, a la separación del hioides y el cartílago laríngeo, a la movilidad general de la lengua y a la bóveda del paladar (Kipp, 1955). La transferencia de la función de coger el alimento desde el hocico a las manos facilitó más la especialización de la boca como órgano del lenguaje. El lenguaje no se fosiliza y todo cuanto podemos decir de él es pura conjetura. Sin embargo, es evidente que una capacidad superior de comunicación y la posesión de funciones cerebrales asociadas para hacer óptimamente eficaz tal comunicación contribuirían enormemente a la adaptación. La evolución de los homínidas es un ejemplo impresionante de la reacción en cadena de cam-

bio evolutivo que resulta de innovaciones clave como el bipedalismo y el lenguaje.

El aumento de tamaño del cerebro forzó a una reconstrucción completa del cráneo que se vio favorecida por otros dos desarrollos. Uno es el desplazamiento hacia delante del punto de apoyo del cráneo correlacionado con la postura erecta. El otro es una disminución de la presión de selección en favor de mandíbulas fuertes y de dientes grandes, disminución correlacionada con el alimento preparado (utensilios, cocción, modificación de la dieta) y con los nuevos medios de ataque y defensa (armas) hechas posibles por el aumento de tamaño del cerebro. Todo esto se tradujo en una reducción de las mandíbulas, dientes y toda la parte facial del cráneo, en tanto que simultáneamente se dilató la parte cerebral del cráneo. Se tradujo también en una reducción de los músculos faciales y todas las crestas y bordes óseos a los que se adhieren estos músculos. La comprensión de estas tendencias se ha retrasado mucho por diversas teorías con prejuicios tipológicos y ortogenéticos.

Una de estas teorías erróneas es la hipótesis de la "fetalización" de Bolk. Partiendo de la observación de que el hombre adulto carece de las especializaciones excesivas de los antropoides adultos machos (con sus enormes crestas óseas, pesadas mandíbulas y grandes caninos) y que en estas estructuras el hombre se parece más a los antropoides jóvenes, Bolk propone que el hombre adulto ha vuelto —morfológicamente— a la condición fetal de sus antepasados debido a un retardo de ontogenia. Esta teoría de que la línea homínida ha pasado por una fase gorila-orangután y desde entonces se ha "fetalizado" no está confirmada por los hechos conocidos. El cerebro progresa en la ontogenia en todos los mamíferos. De hecho, como los niños humanos poseen unos cerebros tan extraordinariamente grandes, pudiera decirse exactamente lo opuesto de lo que decía Bolk y aseverar que se han "adultizado". La hipótesis de la fetalización no sólo está en conflicto con la teoría evolutiva, sino que investigaciones detalladas de Weidenreich (1941), Kummer (1953), y Starck (1960, 1962) han mostrado que la contradicen los hechos anatómicos. La evolución del fenotipo humano es exactamente lo que cabría esperar de un compromiso entre varias presiones de selección. Ningún *élan vital* misterioso ha dirigido las tendencias observadas.

Evolución de la conducta

En todos los animales superiores, y más notoriamente en el hombre, se ha mantenido una tendencia hacia la sustitución de las pautas de conducta determinadas genéticamente de modo rígido por la conducta sometida a aprendizaje y condicionamiento. El programa "cerrado" de información genética se ha visto sustituido de modo creciente, en el curso de esta evolución, por un programa "abierto", un programa constituido de modo que puede incorporarse nueva información. En otras palabras, la conducta del fenotipo no está ya determinada genéticamente de modo absoluto sino que, en grado mayor o menor, es resultado de aprendizaje y educación.

Esto no sólo implica una capacidad de aprendizaje, sino, como Waddington (1960b) ha destacado correctamente, supone también una aptitud para aceptar la autoridad: "El niño recién nacido ha de estar dispuesto a creer lo que se le dice". Este sistema de determinación no genética del fenotipo de conducta es lo que permite el desarrollo de dogmas religiosos (basados en revelación) y de códigos éticos. La capacidad de aceptar conceptos, dogmas, y códigos de conducta es una de las numerosas formas de ser conformada la mente. Cuanto mayor sea el cuidado y educación, de los padres y más desarrollados estén los medios de comunicación, más importante llega a ser "la impresión conceptual". La aceptación de sistemas éticos y de religiones es un testimonio importante de esto así como el éxito de los demagogos y de los medios masivos.

Evolución en mosaico

La evolución de los homínidas constituye una demostración casi clásica de evolución en mosaico. Cada órgano y cada sistema de órganos tienen su propia velocidad y pauta de evolución (Mayr, 1950a). El bipedalismo y el uso de las manos vinieron primero y la reconstrucción resultante de la pelvis y de las extremidades había terminado cuando apenas se había iniciado el aumento de cerebro y la reorganización del cráneo. Por este motivo sería completamente equivocado reconstruir el eslabón perdido haciendo de él un intermedio exacto entre el hombre vivo y el chimpancé. Por ello es erróneo decir que "el *Australopithecus* no puede ser un homínida porque además de ciertos caracteres de homínida es demasiado análogo a un mono". Equivale a decir que el *Archaeopteryx* no puede ser un eslabón entre reptiles y aves porque, aunque posee plumas, tiene demasiados caracteres de reptil. La evolución en mosaico es la forma característica de evolución de todos los tipos que se desplazan a una nueva zona adaptativa (Capítulo XIX).

Debe destacarse el modo gradual de transformarse en hombre su antecesor en oposición a las tentativas continuas de presentar el origen del hombre como un fenómeno en un solo peldaño. ¿Qué etapa de este proceso continuo se tomará de modo arbitrario para designar el "real" origen del hombre? ¿Sería el punto en que se ramifica su estirpe de la de los póngidos, o el primer fabricante de utensilios, o el uso de fuego, o un desarrollo del habla indicado por un tamaño de cerebro de 1 000 cm², o al alcanzar 1 500 cm³? En la historia de los homínidos no hay un solo

"eslabón perdido" sino toda una serie de grados de "eslabones perdidos". La completa futilidad de interpretar el origen del hombre como el resultado de un salto se impone a la luz de estas consideraciones.

Especiación de los homínidas

Era imposible entender la filogenia humana mientras los restos fósiles de los antepasados del hombre se consideraron meros "tipos" anatómicos. Los fósiles bautizados (¡y todo fósil lo era!) se situaban en una serie morfológica, y todo ejemplar que estaba especializado de algún modo se denominaba "rama lateral aberrante". El estudio de la variación geográfica de los animales y una nueva visión del proceso de la especiación han introducido en el estudio del hombre fósil, nuevos conceptos que han logrado simplificar el cuadro general y permitir un planteamiento más claro de los problemas sin resolver. El progreso conceptual más importante es considerar los fósiles homínidas como ejemplos de poblaciones con una distribución definida en el espacio y el tiempo (más que como tipos anatómicos). Además, como el hombre reciente es una especie politípica y la mayoría de los mamíferos son politípicos, puede suponerse que las especies de homínidas fósiles fueron análogamente politípicas.* Debemos suponer, además, que a lo largo de la historia de los homínidas algunas de las ínsulas geográficas (Capítulo XIII) alcanzaron rango de especie (aislamiento en la reproducción) y entonces fueron capaces de superponerse o de exterminar especies hermanas. Finalmente hemos de suponer que las velocidades de cambio filético difieren en los diversas ínsulas de una especie politípica, como sucede en las especies politípicas de animales vivos, de modo que había razas avanzadas y retrasadas contemporáneas. Aplicando todos estos principios a los fósiles conocidos de homínidas, ¿qué nos enseñan de la especiación en la línea filética de los homínidas?

La base de toda interpretación científica es la regla de la economía que pide en cada caso la explicación más sencilla que concuerde con los hechos. En lo que respecta a los homínidas fósiles, el supuesto más sencillo sería que, en un momento dado, sólo existió una sola especie politípica de homínidos y que la variedad de tipos observados es meramente resultado de variación individual y geográfica. Veamos ahora con qué dificultades tropieza este modelo simplificado.

* El *Origin of Races* (1962) de Coon se publicó después de haber escrito esto. Me he resistido a hacer ni el más pequeño cambio en mi redacción para que pueda percibirse con claridad las semejanzas y diferencias de mi tratamiento paralelo del tema.

Compatibilidad homínida

El hombre moderno se acerca cada vez más al estado de una especie panmixta. Por el contrario el flujo de genes en los primeros homínidas ha tenido que ser escaso. El hombre fósil constaba de numerosos grupos de familias localizados y de pequeñas bandas, aisladas por numerosas barreras geográficas y ecológicas. Existía probablemente muy poca mezcla entre bandas vecinas y la diferenciación local ha debido ser alta, al menos en los niveles de australopitecos y pitecántropos. Se supone, y los pocos hechos disponibles lo confirman, que las poblaciones alopátridas de los primeros homínidas diferían mucho más entre ellas que las razas del hombre moderno. No se sabe si alcanzaron o no un nivel de diferencia que justifique el rango de especie. Es evidente que jamás alcanzaron un grado de compatibilidad ecológica (Capítulo IV) que hubiera permitido que coexistieran como simpátridas.

Esta incompatibilidad ecológica de los homínidos entre sí es una de las razones de nuestras dificultades taxonómicas. Dos causas enteramente diferentes pueden haber sido la causa de la exclusión geográfica de dos formas íntimamente emparentadas: eran o subespecies o especies verdaderas pero ecológicamente incompatibles. Ambos factores parecen contribuir a la extrema rareza con que dos tipos diferentes de homínidas fósiles se han encontrado en el mismo lugar. *Australopithecus* y *Paranthropus* se excluyen entre sí completamente en los lugares conocidos del sur de África, aunque la diferencia en su dentición sugiere que han podido tener considerables diferencias en la dieta. Sin embargo, *Paranthropus*, coexistió con un australopiteco en Oldoway y con *Telanthropus* (*¿Homo erectus?*) en Swartkrans en situaciones en que podrían haber sido concurrentes. Todavía menos conocido es la coexistencia aparente de *Meganthropus* (*¿Paranthropus?*) y el *Homo erectus* en el Pleistoceno medio de Java. Todos estos casos de dos especies de homínidos simpátridas parten del Pleistoceno anterior (o medio inicial). Estoy de acuerdo con Washburn y Howell (1960) que dicen: "Si estas criaturas hubieran sido exclusivamente cazadores, como sucedía en los pueblos de Pleistoceno posterior, la presencia de dos especies en un mismo lugar hubiera sido muy improbable". En el Pleistoceno posterior tales tipos relativamente diferentes han sido contemporáneos, como el hombre de Java y el hombre de Heidelberg y como el hombre de Neanderthal y el hombre reciente, pero nunca en el mismo lugar. Sus estados taxonómicos no pueden deducirse de su sustitución geográfica o de su diferencia morfológica, sino sólo de la presencia o ausencia de poblaciones intermedias.

Australopitecos. Los australopitecos al parecer se extendieron por África durante la parte ultima del período Villafranquiano, a juzgar por la distribución de los restos pre-Chelles-Acheulenses que los caracterizan (Howell,

1959). Sin embargo, sólo poseemos fósiles del este de África ("*Zinjanthropus*") y dos series procedentes de África del Sur, una primera (*Australopithecus*) y una posterior (*Paranthropus*). Los dos tipos sudafricanos, aunque no se encuentren en los mismos depósitos, son suficientemente distintos para ser considerados como especies diferentes. La posterior, *Paranthropus*, con su poderosa dentición y musculatura mandibular, parece menos humana que la anterior y es probablemente una rama lateral. "*Zinjanthropus*", con su dentición muy semejante, parece que no puede separarse de *Paranthropus*, y *Paranthropus* puede muy bien reunirse en el mismo género que *Australopithecus*. Aunque considero muy probable que el hombre haya pasado por una fase de australopiteco, es improbable que una población sudafricana sea ancestral de los tipos más avanzados. Hay que suponer que han existido diferencias morfológicas considerables entre poblaciones extremas del complejo difundido y politípico *Australopithecus*. El denominado *africanus*, por ser una forma periférica de África del Sur, puede muy bien haber sido una de las razas más extremas y aberrantes de la especie. La población que dio lugar al grado inmediato superior de homínida, probablemente vivió en otro lugar, tal vez en Etiopía, Marruecos o al este del Mediterráneo y podria haber sido más similar a *Homo erectus*. El reciente descubrimiento de Leakey de un tipo análogo a *Homo* en el estrato "*Zinjanthropus*" de Olduvay demuestra concluyentemente que la separación de *Homo* y *Australopithecus* debe haberse verificado en un período anterior. Sin embargo, el antepasado común ha debido tener carácter de australopiteco.

Hay otras dos complicaciones. Se han encontrado en Java fragmentos de mandíbulas homínidas gigantes ("*Meganthropus*") que Robinson (1955) atribuye al *Paranthropus*. Sin embargo se necesitan mejores ejemplares antes de considerar establecido el estatus taxonómico de *Meganthropus*. Finalmente en Swartkrans, entre más de 300 ejemplares de *Paranthropus*, se han encontrado cinco fragmentos de una forma menor ("*Telanthropus*") que pertenecen evidentemente a otra especie. No difieren claramente de *Homo erectus;* en particular, es sumamente sugestiva su semejanza a la mandíbula de Heidelberg, y no son muy distintos de *Australopithecus africanus*.

Pitecántropos. A medida que los homínidas remontaban la escala evolutiva se hacían más móviles y formaban grupos sociales mayores. Se hicieron más independientes del ambiente y de las barreras ecológicas. Todo ello favoreció el flujo de genes dentro de las especies politípicas y disminuyó la probabilidad de una especiación con éxito.

El hombre de Pekín originalmente se consideró como un género distinto, *Sinanthropus*. Ahora se está de acuerdo en general en que no difiere, en género, del hombre de Java, y de hecho está poco justificado separarlo incluso como especie. Coincide con el hombre de Java en tantos aspectos

que lo mejor es considerarlo dentro de una sola especie politípica y designar al hombre de Pekín como *Homo erectus pekinensis*. No es sólo una subespecie geográfica sino también cronológica por haber vivido algo después, en la época Pleistocena, que el hombre de Java.

Estos pitecántropos del este de Asia vivieron a mediados de la Pleistocena y el hombre de Heildelberg así como el hombre de Ternifine (Argelia) pertenecen al mismo período. No se sabe lo bastante de estos representantes occidentales para sacar conclusiones definitivas. Los utensilios de mediados de la Pleistocena encontrados en África, Europa y oeste de Asia difieren de los del este de Asia; lo que indica una falta de flujo de genes pero no necesariamente demuestra separación específica. Las mandíbulas del hombre de Ternifine ("*Atlanthropus*") son bastante semejantes a las del hombre de Pekín en tanto que el hombre de Heidelberg tiene dientes notablemente pequeños para su gran mandíbula. La variación morfológica total a mediados del Pleistoceno es mucho menor que la que existía en el Villafranquiano, pero la relación biológica de las diversas poblaciones representadas por los fósiles sigue siendo bastante oscura. Deben haber existido poblaciones de pitecántropos en el Antiguo Continente que se desplazaron desde el Atlántico al Pacífico pero sólo ulteriores descubrimientos podrán decidir si formaron o no un gradiente prácticamente ininterrumpido entre el hombre de Heidelberg y el hombre de Pekín. La relación de los pitecántropos africanos es todavía más oscura.

Homo sapiens. Hay descubrimientos de antes del segundo interglacial extrañamente análogos al hombre reciente, o tal vez con más precisión que reúnen caracteres del hombre reciente y del hombre de Neanderthal: Swanscombe y Steinheim. Pueden ser restos de una especie politípica difundida que dio origen tanto al hombre de Neanderthal como al hombre reciente, lo que se ha sugerido repetidamente. No se conoce ningún hecho que desmienta claramente esta posibilidad y los "primeros" Neanderthal, los del interglacial Riss-Würm, son en efecto bastante más parecidos al *sapiens* que los Neanderthal posteriores "clásicos" de la primera fase de la glaciación de Würm.

El hombre de Neanderthal ha constituido durante largo tiempo motivo de disputa (Howell, 1957). Hay quienes lo consideran la fase de bruto por que el hombre pasó en su camino antes de hacerse *sapiens*. Sin embargo, todas las pruebas indican que el Neanderthal no se transformó gradualmente en el hombre reciente, sino que lo hizo bastante rápidamente antes o durante la primera fase interglacial de Würm. El otro extremo es negar toda relación entre los dos tipos de *Homo* y considerar a Neanderthal una rama lateral aberrante de la estirpe homínida que vivió como especie verdadera simpátrida junto a *Homo sapiens*. Esta alternativa no parece de acuerdo con los hechos. Aunque Neanderthal difiere de *sapiens* en varios caracteres del cráneo, como son una bóveda craneana más plana,

un occipucio protuberante en forma de bollo, mandíbulas acusadamente prominentes, virtual falta de barbilla, fuerte ligamento de los músculos al hueso occipital, inmensos bordes supraorbitales, órbitas muy grandes, y poderosa mandíbula, posee una capacidad craneana al menos tan grande como la del hombre reciente y una cultura paleolítica muy desarrollada. Todavía más importante es el cuadro de la distribución. No hay ni un sólo lugar del Paleolítico donde Neanderthal aparezca junto al hombre moderno. Neanderthal, en conjunto, es un tipo occidental, con su centro de distribución en Europa, aunque algunos descubrimientos del norte de África, de Palestina (Tabun) Irak (Shanidar) y Turquestán (Teshik-Tash) dilaten ampliamente su área de distribución. Cuando sólo se conocían los lugares clásicos del hombre de Neanderthal, se estaba tentado de considerarlo como un ecotipo ártico, el "esquimal" de la primera fase de la glaciación de Würm. Sin embargo, los descubrimientos del sur y este del Mediterráneo desmienten este supuesto. Aun así, por la falta de simpatrismo, pudiera haber sido un representante geográfico más nórdico y occidental de *Homo sapiens sapiens*. La progresión con el tiempo desde Steinheim a través de Fontechevade, Ehringsdorf y Sacco-Pastore al Neanderthal clásico muestra que los Neanderthal no son primitivos. Estoy de acuerdo con Howell (1952), que "está convencido de que, al menos en la estructura del esqueleto facial y base del cráneo del Neanderthal clásico han actuado las fuerzas selectivas que han sido el factor evolutivo principal".

Si esta raza geográfica adaptada climáticamente, de la región Paleártica, ha alcanzado o no el rango de especie es uno de los principales problemas de Neanderthal. El destino final de este tipo es igualmente enigmático. Donde se encuentra, está asociado con utensilios de una cultura de lascas (Musteriano). Se vio reemplazado bruscamente por el *Homo sapiens sapiens* moderno típico, asociado con una cultura de hojas con uno de los bordes romos (Perigordiano). En Europa no hay pruebas claras de hibridación entre el Neanderthal y los invasores. Se desconoce si Neanderthal se había extinguido antes de la llegada del hombre de Cro-Magnon o si éste lo exterminó. Los restos de Neanderthal pueden haber sido absorbidos por Cro-Magnon sin haber dejado rastros apreciables. Para añadir dificultades hay algunos depósitos en los que la cultura de lascas parece haber evolucionado a culturas de hojas o haber sido contemporáneas de ellas (Bordes, 1960). Desgraciadamente no aparecen restos fósiles en estos lugares.

Las mejores pruebas de mezcla proceden de las dos cavernas del monte Carmelo en Palestina. Ambas cavernas estaban habitadas al comienzo de la glaciación de Würm. La caverna más antigua (Tabun) estaba habitada por Neanderthal que tenían una ligera mezcla de caracteres modernos, y la caverna más reciente (Skhul) por una población esencialmente moderna con caracteres neanderthaloides manifiestos. La fecha es demasiado tardía para que estas poblaciones hayan pertenecido al tronco ancestral que dio lugar a la vez al hombre de Neanderthal y al hombre reciente. Las diferencias entre Tabun y Skhul son demasiado grandes para que las cavernas hayan estado habitadas por una sola población procedente de la región de intergradación geográfica entre Neanderthal y hombre reciente, aunque así haya podido ser para la población de Skhul. La hibridación entre el hombre de Cro-Magnon invasor y los restos de Neanderthal constituye tal vez la interpretación más plausible para la población de Skhul, mientras que no hay ninguna razón para no considerar a la de Tabun como una población Neanderthal regular, en vista de su semejanza con ejemplares de Shanidar (Stewart, 1960).

Si la forma del cráneo de Neanderthal tiene un significado adaptativo especial (si bien, ¿cuál es éste?), ha podido producirse evolutivamente varias veces con independencia. Dos denominados Neanderthaloides, el hombre de Rodesia en África y el hombre de Solo en Java, comparten los arcos supraorbitales grandes, pero difieren mucho en otros caracteres del cráneo. No parecen estar emparentados con el Neanderthal de Europa y del oeste de Asia. Sin embargo, la solución del problema de Neanderthal no resuelve el problema del origen de *Homo sapiens sapiens*. Debe haberse originado en un principio en alguna ínsula de África o Asia; pero ¿dónde? ¿en Etiopía, en Arabia, en la India? Lo que sabemos es que bruscamente salió de su aislamiento e invadió Europa hace unos 35 000 años. Un solo descubrimiento feliz puede bastar para poner término a nuestro esfuerzo especulativo.

La especie politípica Homo sapiens

Todos los diferentes tipos de hombre vivo sobre la haz de la tierra pertenecen a una sola especie. Forman una sola serie de acervos de genes intercomunicantes. De hecho, las diversas razas de hombres difieren menos entre sí que las subespecies de muchas especies politípicas de animales. Sin embargo, unos cuantos individuos desorientados han aplicado una definición de especie tipológica al hombre y lo han dividido en cinco o seis especies distintas usando criterios artificiales como son el color blanco, amarillo, rojo o negro de la piel. Tal división, no sólo deja una parte considerable de la humanidad sin clasificar como formas intermedias o como restos primitivos, sino que es completamente contraria al concepto de especie biológica (Capítulos II y XII). No hay ningún mecanismo de aislamiento genético que separe ninguna de las razas de la humanidad e incluso las barreras sociales funcionan ineficazmente cuando se ponen en contacto diferentes razas.

Con frecuencia hay quien se pregunta si el hombre se encuentra en proceso de especiación y si las razas humanas deben considerarse especies incipientes. Al intentar responder a esta cuestión, debe tenerse presente que los homínidas ocupan una de las zonas adaptativas más espectacularmente distintivas de la tierra. En el reino animal la invasión de una nueva zona adaptativa suele traducirse en un brote de radiación adaptativa hacia el interior de varios subnichos. Esto no ha sucedido en la historia de la familia Hominidae. Mayr (1950a) ha señalado que esta incapacidad del hombre de especiarse se debe a dos causas. "Me parece que una razón es la gran diversidad ecológica del hombre. El hombre, por así decirlo, se ha especializado en desespecializarse. El hombre ocupa más nichos ecológicos distintos que ningún animal conocido. Si la especie humana hombre sola ocupa con éxito todos los nichos que se abren para las criaturas análogas a *Homo*, es evidente que no puede especiarse." La segunda razón es que los mecanismos de aislamiento en los homínidas, al parecer, se desarrollan lentamente. Hay muchas ínsulas en la especie politípica *Homo sapiens* y en las especies ancestrales, pero el aislamiento nunca se ha prolongado lo bastante para que se hayan perfeccionado los mecanismos de aislamiento. La gran movilidad del hombre y su independencia del medio han hecho imposible el perfeccionamiento de aislamientos geográficos. En consecuencia, todas las partes del globo, incluyendo todas las zonas climáticas, están hoy ocupadas por una sola especie. ¿Qué otra especie animal incluye poblaciones adaptadas al Ártico y a la vez al Trópico y que varíen desde ser vegetarianas casi puras a carnívoras casi puras? La probabilidad de que el hombre se fragmente en varias especies se ha hecho cada vez menor con el constante perfeccionamiento de la comunicación y medios de transporte. La cohesión interna del sistema genético del hombre se refuerza constantemente.

Las razas humanas

Hasta hoy no hay acuerdo sobre la clasificación formal de las subdivisiones de *Homo sapiens*. De dos tratados sumamente competentes de las razas humanas, los dos publicados en 1950, uno (Boyd, 1950) reconoce 6 razas y el otro (Coon y col., 1950) admite 30. Ambas clasificaciones son igualmente correctas, y, sin embargo, ni la división en 30 razas es exhaustiva. La raza número 9 ("Negrito") de Coon y col. agrupa numerosas poblaciones residuales desde el Congo, en África, al sudeste de Asia, Filipinas y Nueva Guinea, poblaciones que (caso de estar relacionadas de algún modo) lo están menos íntimamente entre sí que las cuatro razas europeas admitidas por estos autores. Lo mismo puede decirse, en menor grado, de casi todas las razas restantes. Existen grupos colectivos de poblaciones más o menos diferenciadas. Incluso la admisión por Lundman (1952) de 37 razas y unas 30 subrazas más, contiene varios grupos heterogéneos y, sin embargo, esto no constituye sino una de las dificultades. Todas estas razas son razas contemporáneas del hombre reciente. Si retrocedemos en la historia, encontramos subdivisiones cronológicas de *Homo sapiens* como tal, por ejemplo el hombre de Cro-Magnon o, más diferenciado, el de Neanderthal y, finalmente, el de Steinheim-Swanscombe, el *Homo* más primitivo que no puede separarse claramente de la especie politípica *Homo sapiens*. Biológicamente es imposible precisar cuántas subespecies y razas de hombre hay que admitir. El punto esencial es reconocer la continuidad genética y biológica de todos estos acervos de genes, localizados en espacio y tiempo, y admitir el significado biológico de sus adaptaciones y especializaciones.

Adaptabilidad de las razas humanas

Un gran componente de la variación geográfica de los animales es adaptativo, es decir, cada raza local está en mayor o menor grado adaptada a las condiciones de clima o a otras condiciones ambientales de la región en que se da (Capítulo XI). No hay razón para que el hombre hubiera de ser inmune a este tipo de selección natural y, sin embargo, hay numerosos autores que atribuyen las diferencias entre razas humanas a "accidentes de la variación". Puede demostrarse lo contrario, y Coon, Garn y Birdsell (1950) y Lundman (1952) han acumulado gran cantidad de pruebas de direcciones de variación adaptativa en razas humanas. La pigmentación es, casi sin excepción más intensa en los trópicos húmedos que en las regiones más áridas y frías (regla de Gloger). Las partes sobresalientes del cuerpo y la superficie corporal que irradia calor en su conjunto disminuyen en las razas expuestas a la dura acción de inviernos fríos (Asia central, Ártico), mientras que la tendencia opuesta puede observarse en tribus que viven en las sabanas subtropical y tropical; poseen cuerpos relativamente pequeños con extremidades largas. El efecto de la selección es particularmente notorio donde un mismo grupo racial ha invadido diferentes zonas climáticas, como los indios americanos de Tierra de Fuego y del valle del Amazonas. Otro caso es el de los lapones en el norte de Escandinavia. Por sus grupos sanguíneos, altura del rostro y otros caracteres pueden diagnosticarse bastante concluyentemente como raza europea; y, sin embargo, por vivir en un clima ártico han adquirido por evolución convergente muchos de los rasgos de las razas mongólicas que viven en climas similares (Lundman, 1952). Desgraciadamente es difícil obtener cifras precisas de la relación entre el volumen corporal y la superficie corporal porque la superficie corporal es difícil de ser medida con exactitud. Sin embargo, los datos disponibles (Schreider, 1950) muestran que existe un paralelismo estrecho entre superficie corporal y clima

(véase también Newman, 1953). Comienza a reunirse información sobre adaptaciones fisiológicas de razas humanas (Barnicot, 1959).

Un problema especial es el del origen de la raza blanca, en particular de su forma extrema rubia de ojos azules. Esta combinación de caracteres posee un valor selectivo claramente negativo en las regiones tropicales. Para que haya llegado a dominar en ciertas regiones hay que suponer que posee en ellas un valor selectivo positivo. Se ha sugerido que el clima nuboso con niebla de Europa occidental con veranos fríos lluviosos que prevaleció durante la última edad interglacial y después de la retirada del hielo puede haber favorecido el origen de este tipo racial. Nada más podemos decir del tema hasta no saber más de la susceptibilidad a enfermedades de los individuos rubios de ojos azules en las condiciones ambientales dichas. La menor susceptibilidad, por ejemplo, a resfriados o a artritis pueden haber constituido un factor.

La cantidad de diferencia entre razas humanas

Es relativamente fácil describir las diferencias entre razas humanas en términos de dimensiones, proporciones, pigmentación, estructura del pelo y otros caracteres morfológicos. Sin embargo, siempre se vuelve a plantear la cuestión del significado que poseen tales datos morfológicos. En primer lugar, sólo poseen una base genética parcial, pues, como sabemos, la pigmentación puede variar con la exposición al sol y el tamaño con la nutrición. Más seria es la objeción de que ni el tamaño ni la pigmentación es una característica humana crítica. Las características críticas son la inteligencia, la inventiva, la imaginación, la compasión y otros caracteres difíciles de medir y comparar. Como se dijo antes, el punto de vista extremo ha sido negar que tales diferencias existan entre las razas humanas. Un punto de vista más prudente sería suponer que, como consecuencia de las diferencias genéticas múltiples entre poblaciones humanas, pueden existir diferencias medias para todo carácter que posea, en parte al menos, una base genética. Han fracasado hasta ahora totalmente todas las tentativas de clasificar los caracteres (o contribuciones a los caracteres) en genéticos y no genéticos. En cuanto sé, no existe un solo carácter mental para el que se hayan podido establecer diferencias raciales netas, a pesar de que hay mucha probabilidad de que tales diferencias existan. Los estudios en gemelos son, hasta ahora, la única prueba fidedigna de la determinación genética parcial de caracteres mentales. Sin embargo, en gran parte es seguro que las diferencias entre individuos de una sola población o raza suelen ser mayores que los existentes entre poblaciones o razas.

El concepto de población en el hombre

Como en biología, la revolución conceptual más destacada que se ha producido en antropología física es la sustitución del pensamiento tipológico por el pensamiento en términos de población. El desplazamiento ha afectado a todo concepto antropológico, aunque a ninguno tan fuertemente como al concepto de raza. El concepto tipológico de raza de los racistas es algo profundamente odioso; la raza definida estadísticamente de los botánicos y zoólogos es un hecho de la naturaleza. La base para la formación de razas es la misma para todos los organismos que se reproducen sexualmente y se basa en el hecho de que no hay dos individuos idénticos ni tampoco dos poblaciones locales idénticas. Por ello, ningún individuo puede ser "típico" de una raza. De hecho, en las razas polimorfas los individuos pueden ser notoriamente divergentes. El concepto y la expresión de "razas puras" carece de sentido. La variabilidad es inherente a toda población natural y se ve favorecida por la selección natural, teniendo en cuenta la superioridad frecuente de los heterocigotes y la diversidad del medio ambiente (Capítulos IX y X). Lo que difiere de raza a raza es el grado de variabilidad, y esto depende del tamaño de población, de la cantidad de intercambio de genes entre poblaciones adyacentes, de la variabilidad del habitat y de otros caracteres considerados en capítulos anteriores. Gran parte de la variabilidad fenotípica de la humanidad es de suponer se deba a la producción circunstancial de homocigotes por padres heterocigotes. Así sucede en particular para las constituciones extremas, individuos que son excepcionalmente grandes, pequeños, obesos o delgados.

Hay otras razones para la variabilidad fenotípica humana. El hombre es una criatura infatigable y desde los tiempos prehistóricos ha efectuado migraciones en gran escala. Las numerosas colonizaciones de América por tribus asiáticas, la conquista de los mares del Sur por los polinésicos, la gran emigración bantú y los movimientos masivos de las tribus eslavas y germánicas en los últimos días del imperio romano no son sino unos cuantos ejemplos espectaculares. Los conquistadores casi invariablemente absorben parte de la tribu o nación derrotada o son absorbidos por ella. Sobre esta base cabe esperar que el hombre posea una variabilidad individual excepcionalmente alta, pero no sucede así. Schultz (1944, 1947) ha mostrado que algunos de los antropoides exceden mucho al hombre en este aspecto, así como otros muchos animales. Algunas poblaciones humanas que son claramente producto de hibridación no parecen poseer una variabilidad significativamente más alta que las razas no mezcladas (Trevor, 1953).

Polimorfismo en el hombre

Además de la variación cuantitativa ordinaria, que posee una herencia poligénica, encontramos también polimorfismo genuino en el hombre (Capítulo VII). Los grupos sanguíneos humanos (Mourant, 1954; Mourant y col., 1958) son los ejemplos mejor conocidos de caracteres con base genética simple. Hoy se reconoce unos nueve loci, de los que los ABO y Rh son los mejor conocidos, que determinan caracteres de grupos sanguíneos (Race y Sanger, 1954). Al principio estos genes se describieron como genes neutros, pero hoy se sabe que los diferentes genotipos poseen diferentes viabilidades. Por ejemplo, los individuos del grupo sanguíneo A tienen más probabilidad de padecer cáncer de estómago y los individuos del grupo sanguíneo O úlceras duodenales que otros individuos. Roberts (1957) ha dado un resumen de esta literatura y Lewine (1958) ha revisado las interacciones de madre y feto. Otro caso interesante de polimorfismo humano es el de un tipo defectuoso de hemoglobina que produce la denominada anemia de célula falciforme en las regiones con malaria subterciana (Capítulo IX).

El supuesto de que la superioridad de los heterocigotes sea la causa de muchos casos de polimorfismo humano (Ford, 1945) se basa, principalmente, en la analogía con los casos mejor analizados de polimorfismo en organismos inferiores. El tipo medio, el individuo medio, parece con mucha frecuencia el mejor adaptado, y esto es particularmente verdad con respecto a la "constitución" humana. Los tipos constitucionales extremos están evidentemente peor adaptados y con frecuencia son notoriamente más susceptibles a la enfermedad. Todavía hay un componente normal de toda población humana, dado que su producción (por recombinación de combinaciones de genes parentales) es el subproducto inevitable de la renovación del acervo de genes en cada generación. Además, gran parte del polimorfismo humano puede verse favorecido selectivamente por la diversidad del ambiente (Capítulo IX).

Identidad frente a igualdad

No hay dos individuos iguales, ni en las poblaciones humanas ni en las de los restantes organismos que se reproducen sexualmente. Cada individuo es singular y difiere en un gran número de características morfológicas, fisiológicas y psicológicas de los restantes individuos. Cada individuo es una combinación distinta de caracteres y de los factores genéticos sobre los que estos caracteres se basan. Muchas pruebas de esta elevada individualidad del hombre han sido recogidas por Williams (1953, 1956). La respuesta humanitaria al reto de la variabilidad genética dentro y entre poblaciones humanas es el principio de igualdad. Dicho

sencillamente la igualdad significa igual rango ante la ley y ante las relaciones sociales humanas a pesar de la diferencia genética. Igualdad, como Dobzhansky ha destacado, es un concepto social y ético, no biológico. Igualdad significa oportunidad para sacar el mejor partido de cada dotación genética.

> La sociedad que disfruta la máxima cantidad de libertad es aquella en la que el máximo número de genotipos humanos pueden desarrollar sus capacidades peculiares. Se admite generalmente que la libertad exige igualdad de oportunidades. No suele puntualizarse que también exige una variedad de oportunidades y tolerancia para los que no consiguen adaptarse a los patrones que serían culturalmente deseables pero no esenciales para el funcionamiento de la sociedad... Si una nación fuera una línea pura ofrecería poco margen para la libertad... No habría libertad, ni desviantes, ni progreso (Haldane, 1949a).

La igualdad, a pesar de la evidente no identidad, es un concepto algo complejo, y exige una altura moral de la que muchos individuos parecen incapaces. Éstos tienden a negar la variabilidad humana y hacen equivalentes igualdad con identidad. O pretenden que la especie humana es excepcional en el mundo orgánico y sólo los caracteres morfológicos están regulados por genes y que todos los caracteres de la mente o carácter se deben enteramente a "condicionamiento" y a otros factores no genéticos. Tales autores ignoran a su conveniencia los resultados de los estudios en gemelos y del análisis genético de caracteres no morfológicos en animales. Una ideología construida sobre tales premisas notoriamente erróneas sólo puede conducir a un desastre. Su lucha en favor de la igualdad humana se basa sobre la pretensión de la identidad humana. En cuanto se demuestra que la última no existe se pierde a la vez el apoyo para la igualdad.

La negación de la diferencia genética entre seres humanos con respecto a rasgos intelectuales y de carácter es errónea. Esta ideología es particularmente nociva cuando se aplica a la educación. En principio muy difundido de "una misma educación para todos" contradice la igualdad de oportunidades porque alumnos dotados de modo distinto obtendrían individualmente diferentes tipos, niveles y grados de educación si realmente tuvieran "iguales oportunidades". La educación idéntica es antidemocrática. Según los conceptos de la verdadera democracia, como se desarrolló en el período de la ilustración, los espíritus libres de los jóvenes de ambos sexos no deben constreñirse por las restricciones niveladoras de un falso identicismo. El alumnado de cada clase es una población variable y la verdadera igualdad (de oportunidad) para los alumnos sólo puede conseguirse teniendo en cuenta estas diferencias, pero no suprimiéndolas. Queda todavía mucho que aprender acerca de la contribución relativa de la herencia y del ambiente a los rasgos humanos individuales. A pe-

sar de todo ya se sabe: la herencia desempeña un considerable papel, e ignorarlo sólo puede ser perjudicial.

Las aseveraciones de la identidad humana son un producto del pensamiento tipológico, de la creencia de que dentro del tipo humano no existe "ninguna variación esencial". Los teorizantes políticos han aplicado invariablemente tales fórmulas tipológicas cuando intentan resolver las dificultades planteadas por la variabilidad humana. El racismo de los nacis, por ejemplo, era un resultado de tal modo de pensar. Definían rígidamente cada raza por características absolutas: la raza X es "indolente", la raza Y es de "gran inteligencia", la raza Z es "musical" y, lo peor de todo, la raza A es "superior". No tenían para nada en cuenta el hecho de que muchas de las características mencionadas sólo tienen un componente genético parcial (con frecuencia muy pequeño), ni el hecho de que los numerosos miembros de las diversas razas no poseen estas características en absoluto. Otra equivocación del racismo tipológico es que pretende una correlación perfecta entre las diversas características atribuidas a cada raza. De acuerdo con ello, pretende que existe una asociación entre un determinado color de los ojos o del pelo y ciertos rasgos de la mente o del carácter. De hecho, todas las pruebas disponibles desmienten la existencia de estas correlaciones absolutas.

Todo político, clérigo, educador o médico, en pocas palabras, todo el que se ocupe de individuos humanos puede incurrir en graves equivocaciones si ignora estas dos grandes verdades de la zoología de población: 1) que no hay dos individuos semejantes, y 2) que tanto el medio como la dotación genética contribuyen a casi todo carácter.

Factores biológicos en la evolución del hombre

La filogenia y la estructura de población del hombre se entienden ahora en sus rasgos más amplios. Pero mucho de lo que hoy podemos saber acerca de "cómo" se produce la evolución humana y de su "por qué" plantea todavía un gran misterio. Una elevada inteligencia y una integración social armoniosa son indudablemente atributos de gran valor selectivo tanto que de hecho pudiéramos preguntarnos con Etkin (1954) "¿por qué todos los animales no son tan inteligentes como Einstein y tan morales como Albert Schweitzer? ¿Qué ha permitido al hombre romper las cadenas de la herencia animal y evolucionar desde el primate hasta su nivel actual? Las fases cruciales de este desarrollo se verificaron en el pasado y como todos los acontecimientos históricos no pueden comprobarse experimentalmente. Sin embargo, como Bartholomew y Birdsell (1953), Etkin (1954) y otros han señalado, un análisis de las condiciones ecológicas bajo las que vivieron los homínidas primitivos y su estructura social y de población permiten construir un modelo bastante objetivo de las presiones de selección fundamentales.

El fenómeno más sorprendente de la evolución humana es el rápido aumento de tamaño de cerebro durante el Pleistoceno que antes discutimos. La evolución homínida se eleva entonces e incluye la fase *Australopithecus* que se caracteriza por el desplazamiento hacia el nicho terrestre, la adopción de la postura erecta, la liberación de las manos para la manipulación, y la aplicación creciente y la fabricación de utensilios. El antepasado del hombre era una criatura sumamente vulnerable en esta fase dado que su locomoción no era demasiado eficaz ni su nicho demasiado hospitalario. Lo que los homínidas originales carecían de velocidad, de armas naturales, de secreto nocturno y de seguridad arbórea tenía como compensación el desarrollo de las varias aptitudes que ahora consideramos particularmente humanas. Éstas incluyen la difusión del uso de utensilios, el uso o fabricación de dispositivos para protegerse de las inclemencias del tiempo y en particular la comunicación vocal (lenguaje). La mortalidad causada por enemigos, el hambre, la exposición y la lucha intraespecífica han debido ser grandes. El premio o capacidades de enfrentarse con estas dificultades ha tenido que ser correspondientemente alto.

Existen dos factores biológicos que pueden haber facilitado este desarrollo. Uno es la estructura de población de los homínidas primitivos. Se enfrentaban con su ambiente adverso no como individuos, sino como grupos familiares o como pequeñas bandas. La unidad de evolución no era el individuo, sino la población. En cuanto se apreció esto, comenzó a percibirse que no era correcta la descripción de la selección natural usual en los escritos populares y entre los filósofos postdarwinistas. Describir la selección natural en términos de la fuerza bruta —"rojo natural en dientes y garras" y "supervivencia del más apto"— supuso destacar equivocadamente sólo un aspecto de la selección natural. La inventividad, la previsión, la orientación y en muchos casos la cooperación, mucho más que la fuerza bruta, se vieron favorecidos por la selección natural en un animal con la estructura de la población social de los homínidas primitivos como de hecho ya señaló el darwinismo. Como Julián Huxley ha demostrado tan convincentemente no hay conflicto entre la selección natural y la ética humana. El que haga la máxima aportación a la armonía y bienestar del grupo puede constituirse en antepasado del mayor número de descendientes supervivientes. Las cualidades "éticas", en un organismo social, pueden resultar componentes importantes de la adaptación.

La poliginia está más o menos desarrollada en casi todos los monos antropoides. Hay buenas razones para considerar que era característica

de los homínidas primitivos (Bartholomew y Birdsell, 1953).* ¿Qué efecto tendrá la poliginia sobre la velocidad evolutiva? Si el jefe de un grupo tiene varias esposas (quizá todas las mujeres maduras del grupo familiar) contribuirá mucho más del término medio a influir sobre la composición genética de la próxima generación de su grupo. Esta tremenda ventaja reproductiva de un jefe en un grupo familiar automantenido o en una tribu favorecerá las características mismas que posea como hombre. Ya hemos discutido en el Capítulo VIII los peligros inherentes al mero "éxito reproductivo" si no contribuye a la adaptabilidad de la población. Sin embargo, la condición descrita para los primeros homínidas es completamente diferente de la situación que se da en las aves del paraíso o en otros organismos en los que el macho favorecido no contribuye de ningún modo a la supervivencia de su convivencia. Podemos inferir que la ventaja reproductiva de la sociedad homínida primitiva no fue cuestión de ningún notorio carácter sexual secundario, sino de la posición social dentro del grupo, que a su vez depende de cualidades definidas físicas y mentales. Éstas, a su vez, dependen en considerable extensión de la dotación genética del individuo. En este caso, pues, la ventaja en la reproducción se traduce en una contribución máxima a la adaptación de todo el grupo.

El segundo factor biológico responsable de la aceleración de la evolución homínida es el cuidado paternal. Gran parte de la mortalidad en los animales, en particular en la fase inmatura, es accidental y fortuita. Cuando el 95 ó 99 por ciento de los cigotes mueren por accidentes como los causados por el tiempo o por animales de presa no percibidos (como la succión por una ballena de las larvas planctónicas) conduce a una reducción considerable de la eficacia de la selección. La institución del cuidado paternal permite una disminución acusada de tal mortalidad fortuita. Ahora la supervivencia depende cada vez más de la bondad y del cuidado prestado al hijo por los padres. La gran presión de selección en favor del desarrollo del cerebro en tal sistema de crianza es evidente. El aumento de tamaño del cerebro se traduce en una disminución de la velocidad de desarrollo del niño y un alargamiento del período durante el cual es necesario el cuidado paterno (Portmann, 1956). Esto, a su vez, aumenta el valor selectivo del cuidado paternal y a su vez ejerce una presión de selección en favor del aumento de tamaño del cerebro de los padres.

El refuerzo mutuo de las presiones de selección puede explicar el rápido aumento de tamaño de cerebro en los homínidas, pero no nos dice por qué esta dirección evolutiva se detuvo tan bruscamente. No ha habido más aumento de tamaño del cerebro desde el hombre de Neanderthal

* Puede continuar siendo una condición original en unas cuantas tribus primitivas actuales. La mayoría de los casos de poliginia de pueblos contemporáneos puede, sin embargo, proceder, de modo secundario, de una monogamia precedente.

(que tenía por término medio 1 350 cm³ hace casi 100 000 años. Por descontado que puede haberse producido un perfeccionamiento del cerebro sin aumento de la capacidad craneana, pero no hay ninguna prueba real de esto. Algo ha tenido que producirse para debilitar tan bruscamente la presión de selección. No podemos evitar la conclusión de que la evolución del hombre hacia la humanidad súbitamente se ha detenido. Como evolucionistas hemos de buscar la causa de esta reducción brusca de la ventaja selectiva de aumento del tamaño de cerebro, después de haberse alcanzado el nivel de *Homo sapiens*. Se han sugerido que entre los varios factores posibles y potenciales dos han sido los más importantes. Uno el aumento del tamaño de la "unidad de selección", es decir, que el grupo de familia, tribu o nación es lo que como un todo posee ventaja selectiva en la concurrencia con unidades similares. Cuanto mayor sea la unidad, relativamente menores serán los genes de su jefe que contribuyan al acervo de genes de la generación siguiente y más protegido (biológicamente) estará el individuo medio o por debajo de término medio, del grupo. El éxito en la reproducción no estará ya correlacionado íntimamente con la superioridad genética. Existen pruebas de una reducción todavía mayor en tiempos recientes del premio selectivo a la superioridad genética. Añádase a esto el efecto disgenético de enfermedades dependientes de la vida en ciudades y de la densidad y se hace notorio por qué la dirección evolutiva que creó al hombre no ha continuado hasta producir el superhombre. La estructura social de la sociedad contemporánea no premia ya la superioridad con el éxito en la reproducción. Otra consecuencia del aumento de tamaño de la población es que hace más lenta la velocidad de renovación genética (Capítulo XV). Cuanto mayor sea una población, menor será la frecuencia inicial de nuevos genes y de combinaciones de genes y más lento su ascenso. El desarrollo de la tradición cultural y el constante perfeccionamiento en medios de comunicación entran finalmente en el complejo de factores que ha disminuido la presión de selección. Todos los miembros de una comunidad se benefician de las conquistas técnicas y de otros logros de los individuos superiores y esto ayuda al individuo inferior al término medio, siempre que no esté demasiado por debajo, para hacer de él un ser vivo y que se reproduzca con tanto éxito como el que está por encima de la media. Llegados a este punto, no tenemos interés en discutir si este desarrollo es bueno o malo ni a decir qué puede hacerse con él. Sólo deseo señalar el fenómeno sumamente interesante de la estabilización casi brusca de un progreso evolutivo extraordinariamente rápido, fenómeno para el que el evolucionista tiene que encontrar una explicación causal.

Problemas biológicos del hombre moderno

Los investigadores del hombre saben de antiguo que ningún fenómeno biológico puede comprenderse bien si no se entienden sus aspectos evolutivos. En consecuencia, han prestado mucha atención a la evolución del hombre incluyendo su futuro evolutivo (por ejemplo, Huxley, 1953; Huxley y Huxley, 1947; Medawar, 1960; Dobzhansky, 1962; Simpson, 1949, 1960c, y Tax, 1960b). Ya no se tienen en cuenta opiniones como la de George Bernard Shaw que escribió en 1920 (*Volviendo a Matusalén*, pág. 9 *): "El neodarwinismo en política ha producido una catástrofe europea de tal magnitud y consecuencias tan imprevistas...". Cuando Bernard Shaw elevó al neodarwinismo al papel de espantajo favorito, meramente descubrió que no entendía nada de la teoría evolutiva. Hay mucho, en diversos credos tipológicos, responsable de la catastrófica política europea del período de 1900 a 1950, pero nada en el darwinismo. Los políticos europeos eran tipológicos, disgénicos y antiselectivos, en contraste completo con todo lo que el darwinismo hubiera exigido o postulado. Hemos avanzado mucho desde los prejuicios antievolutivos de las primeras décadas de este siglo, pero todavía hay gran confusión en la literatura contemporánea. Aplicando los descubrimientos de la genética de poblaciones y de la sistemática de poblaciones podemos contribuir a llevar alguna claridad a nuestro pensamiento.

La evolución de un organismo tiene dos aspectos que, aunque van siempre juntos en la naturaleza, no deben confundirse (Mayr, 1956). Uno es la evolución hacia la adaptación ecotípica y el otro es la evolución progresiva o filética. A veces se plantea la cuestión "¿el hombre declina biológicamente?", que no puede contestarse si no se expone con más precisión. ¿A qué aspecto evolutivo se alude? ¿Se pregunta si el hombre como organismo se está desadaptando a su medio, o bien si el hombre está perdiendo alguno de sus atributos humanos más característicos? Me parece que en la literatura corriente estas dos cuestiones se confunden con frecuencia.

¿El hombre se está desadaptando de su medio?

El hombre moderno es un dueño casi supremo de su medio. El vestido, la habitación, la calefacción, el viaje, el transporte, la producción de alimentos y el almacenamiento de alimentos le ha hecho independiente del medio de un grado sin paralelo en todo el reino animal. El medio como tal ha llegado a constituir un factor selectivo mucho menos grave que para un animal salvaje e incluso que para los homínidas ancestrales. El vencimiento de la enfermedad y la suavización de los efectos de la vejez

* Traducción española de J. Brontá. *(N. del T.)*

han conseguido resultados espectaculares. Y estos progresos continuarán constantemente a pesar de pequeños cambios que puedan producirse en la composición genética de la humanidad. Los resultados genéticos serán la supervivencia de genotipos, puede decirse la normalización de genotipos, que antes eran sumamente perjudiciales como son los de los diabéticos, enfermos de Addison y formadores de escasos anticuerpos. Me parece que en las discusiones sobre el futuro del hombre se concede demasiado espacio al papel de los genes que regulan tales enfermedades o, digamos, a los diversos trastornos metabólicos que caracterizan la mayoría de las enfermedades genéticas. Un aumento de la frecuencia de tales genes carecerá de efecto intenso sobre el futuro de la humanidad, siempre que se disponga de recursos médicos adecuados. El aumento de la frecuencia de tales genes en la especie humana indica una relajación de la selección normalizadora (Capítulo VIII) que tiene poco que ver con la evolución filética humana. La futilidad de la eugenesia basada en esfuerzos para eliminar tales genes "malos" ha sido demostrada brillantemente por Dunn y Dobzhansky (1946). Tales genes constituirán un problema real para la humanidad sólo si los pacientes de tales enfermedades hubieran de producirse en gran número de familias y de este modo interferir con el funcionamiento adecuado de la vida familiar. Esto, en realidad, podría producirse como resultado de un gran aumento de daños por radiación atómica. Una destrucción de la civilización por superpoblación o destrucción por guerra, que se tradujera en una falta generalizada del calor, habitación, alimentos y medicinas modernas pudiera igualmente transformar muchos genes ahora "normales" en genes letales. Müller (1960) considera la acumulación de genes perjudiciales como una amenaza real para el hombre.

Uno de los descubrimientos principales de genética de población es que el tamaño y la estructura de poblaciones pueden ejercer un efecto considerable sobre la adaptación. El matrimonio en el hombre primitivo solía verificarse entre miembros de la misma tribu o grupo y conducía a una moderada consanguinidad, aunque casi siempre había tabús contra la extrema conjugación consanguínea, así como medidas en favor de los matrimonios entre miembros de distinta tribu. El hombre civilizado ha sido mucho más endógamo, hasta recientemente, de lo que suele pensarse. No sólo ha existido una gran frecuencia de matrimonios entre parientes (primos y otros), sino que toda suerte de barreras sociales, religiosas y económicas tienden a limitar la elección de pareja. Esto no es necesariamente perjudicial, como lo prueba que familias bastante endógamas no obstante han sido sanas, fecundas y ricas en hombres de provecho.

La cantidad de cruzamiento exógamo ha aumentado espectacularmente en el hombre moderno, dando lugar a una gran expansión de la pobla-

ción efectivamente reproductiva y ha aumentado considerablemente la variabilidad genética del demo individual. Con toda razón se considera generalmente como un proceso favorable, ya que se reduce el peligro de que se hagan homocigotes genes perjudiciales. Desgraciadamente no es una bendición pura, ya que tal hibridación simplemente postpone el día del ajuste de cuentas. La "muerte genética" está regulada por la velocidad de mutación con independencia del tamaño de población. En las consideraciones sobre la hibridación, con frecuencia se pasa por alto que los efectos beneficiosos a veces no pueden sustanciarse si los complejos de genes que se mezclan son demasiado distintos. La hibridación entre especies conduce casi invariablemente a una descompensación por combinaciones perjudiciales de genes. En el Capítulo X hemos presentado pruebas, basadas en el trabajo de Stone, Brncic, Vetukhiv y Wallace, de que en *Drosophila* incluso la hibridación de razas puede conducir a la destrucción de combinaciones de genes bien integradas. En cuanto al hombre, Medawar (1960) ha caracterizado cautamente el caso del modo siguiente: "la hibridación entre genes de diferentes razas no ha de conducir necesariamente a un perfeccionamiento, debido a que ambas razas, muy probablemente, han adoptado una constitución genética bien equilibrada que las ajusta a su propio ambiente". No puede aún deducirse en qué grado los descubrimientos de la incompatibilidad F_2 pueden aplicarse al hombre. Todas las investigaciones de mezclas raciales en el hombre, como las de Fisher (1913) sobre los Rehoboth Bastaards y las de Shapiro sobre los Pitcairn Islanders (1929) no han aportado ninguna señal de disminución de la adaptación. Todo lo contrario; estas poblaciones mixtas parecen extraordinariamente bien adaptadas y vigorosas. Sin embargo, debe admitirse que los datos no son muy precisos (por ejemplo, faltan datos de mortalidad y fecundidad para F_2, F_3, etc.) para sacar conclusiones de largo alcance; tampoco hay muchas pruebas sobre caracteres no físicos. De hecho ninguna de estas poblaciones híbridas ha producido ninguna personalidad destacada.

Selección natural en el hombre

En vista de esta emancipación general del medio ambiente, es legítimo preguntarse si la selección natural opera aún en el hombre. Recordemos que la enorme evolución ecológica del hombre desde el hombre cavernícola casi extenuado de hambre, cazador y cazado, hasta el hombre de las máquinas de la edad atómica se ha cumplido sin evolución biológica apreciable (Stebbins, 1952). El hombre de Cro-Magnon que entró en la historia hace unos 30 000 años difiere físicamente del hombre moderno menos que diversas razas modernas entre sí. La gran humanización del hombre durante los últimos milenios es en primer lugar resultado de su

capacidad de transmitir componentes no genéticos de cultura,* incluyendo toda suerte de información científica y tecnológica. Esto, según algunos autores, significa que el hombre se ha emancipado de la selección natural. Por ejemplo, La Barre (1954) ha afirmado que "dentro de su propia especie el hombre ha abolido casi la importancia evolutiva de la herencia y de la selección natural". Este aserto se basa en uno cualquiera o en los dos supuestos implícitos siguientes: que no hay diferencias genéticas entre los individuos humanos en nada más que en los caracteres físicos, y que cualesquiera que fueren las diferencias existentes carecen de valor selectivo. Ninguno de estos supuestos son sostenibles. La considerable mortalidad de los cigotes humanos antes de la edad de reproducción (Crow, 1958) y la gran fecundidad diferencial entre individuos humanos indican claramente lo activa que es todavía la selección natural. La importancia de la selección natural para el hombre moderno ha sido reafirmada por autores recientes (Dobzhansky y Allen, 1956; Neel, 1958). Esto no niega que la naturaleza de las presiones de selección cambie de generación en generación y que la intensidad de selección se relaje en tiempos de rápida expansión de la población humana y de grandes descubrimientos médicos. Sin embargo, todavía padece penuria de alimentos o malas condiciones higiénicas más del 50 por ciento de la humanidad, donde todavía constituye un agente efectivo la forma más cruda de selección natural. Por otra parte, donde se ha eliminado en gran parte como factor selectivo la mortalidad prereproductiva, ha sido sustituida por las desigualdades de cantidad y edad de reproducción, factores, ambos, con enorme contribución potencial a la adaptación darwiniana (Crow, 1961). Una oportunidad para la selección debida a mortalidad antes de la edad de reproducción ha disminuido en los Estados Unidos en un 90 por ciento desde finales del siglo pasado hasta 1950. La importancia para la selección de la reproducción desigual ha aumentado de modo correspondiente. Permítaseme un ejemplo: Los indios vivos ramah navajo se remiten a 29 fundadores. Catorce de ellos produjeron un 84,48 por ciento de los descendientes y otros 14 sólo un 13,56 por ciento (Spuhler, 1959). Esto, con seguridad, constituye una enorme selección diferencial para cualquier diferencia genética que existiera entre ambos grupos de fundadores. Mu-

* La tradición cultural no falta completamente en el resto del reino animal. Una estructura familiar bien desarrollada no sólo se encuentra en los primates sino también en ciertos grupos de aves. El macho y la hembra se unen permanentemente en muchas especies de aves tropicales, pero esto no conduce a un grupo familiar bien trabado, porque las crías abandonan la compañía de los padres poco después de soltarse a volar. Verdaderos grupos familiares se encuentran en las zonas templadas en los gansos (Anserinae) y las grullas (Gruidae). En estos grupos las crías de un año, no sólo emigran hacia el Sur con los padres, sino que permanecen estrechamente ligados a ellos durante todo el invierno y durante la mayor parte de la emigración hacia el lugar de origen en primavera. La unidad familiar, al parecer, no se rompe hasta poco antes de comenzar la nueva estación de cría. Es curioso que en ambos grupos de aves sólo parezca haberse desarrollado un mínimo de tradición. Las únicas tradiciones conocidas son las rutas migratorias y los cuarteles de invierno y, si las observaciones de los naturalistas son correctas, un tabú de incesto. Una comparación de la estructura familiar en los primates inferiores con la estructura familiar en estas aves descubre diferencias interesantes de significación biológica.

chas comparaciones entre velocidades de reproducción de diferentes clases sociales o de diferentes razas humanas simpátridas indican que la reproducción diferencial contribuye hoy mucho más a la selección que la mortalidad antes de la edad de reproducción. Reunidos, ambos componentes resultan tan grandes que parece absurdo pretender que la selección natural carece de importancia para el hombre moderno.

Estamos ya preparados para responder a la pregunta de si el hombre moderno está peor adaptado que el hombre de generaciones anteriores. Puedo decir con confianza que, descontando el cambio del medio, no hay diferencia apreciable. Tal vez estamos perdiendo las adaptaciones ecotípicas que permitían a las razas humanas florecer en medios especiales. Estamos perdiendo los extremos de pigmentación, las proporciones corporales y la resistencia al frío o al calor que permitieron a los esquimales vivir en el Ártico y a los watusi en las sabanas tropicales. El número de genes implicados en la adaptación ecotípica debe ser muy grande, considerando las numerosas generaciones de selección en contra necesarias para modificar tales genotipos después de emigrar a una zona climática distinta. Sin embargo, con la creciente emancipación del hombre civilizado de las fuerzas selectivas del ambiente físico, la importancia de estas adaptaciones ecotípicas se reduce constantemente. Su pérdida gradual no hará al hombre moderno peor adaptado al nuevo ambiente que ocupa. Ni la relajación de la presión de la selección normalizadora en las condiciones de la civilización debe considerarse como una pérdida seria de adaptación.

El peligro de que el hombre pueda extinguirse es despreciable, a menos que él mismo se extermine por una guerra atómica o por algún otro acto estúpido. Ningún otro organismo puede prosperar en tantas zonas climáticas y en tan numerosos habitats. El hombre es lo suficientemente polimorfo para que las enfermedades más devastadoras dejen supervivientes. La vida semiaislada de muchas sociedades humanas primitivas aumenta esta probabilidad de supervivencia. Por razones puramente biológicas, pues, no hay razones para temer por la continuidad genética de la humanidad, pero esto deja sin contestar nuestra segunda pregunta.

¿Está perdiendo el hombre sus características humanas más típicas?

La evolución filética del hombre se caracteriza por la adopción de la postura erecta, la aplicación de las manos a toda suerte de habilidades y, lo que es más importante, el desarrollo del lenguaje, la capacidad del pensamiento abstracto y otras muchas características exclusivamente humanas asociadas con el cerebro humano de gran tamaño y con la evolución cultural. Considerando los magníficos logros del arte, literatura, ciencia y tecnología humanas, el hombre tiene motivos para estar orgulloso

del progreso realizado. Considerando todos estos aspectos positivos de la historia evolutiva del hombre, se comprende el aserto arrogante que a veces se hace de que el hombre es bastante bueno como es. Sin embargo, si se considera con qué impotencia se debate el cerebro humano con los problemas principales del universo, se impone más humildad. Y cuando se observa con qué rapidez los individuos y las sociedades pueden degradarse no puede evitarse sentir que el hombre necesita recorrer un largo camino en la ruta de su perfeccionamiento. Sin embargo, no hay ninguna prueba de perfeccionamiento biológico en los últimos 30 000 años; por el contrario, como Huxley (1953) ha señalado correctamente, es probable que

> la naturaleza genética del hombre ha degenerado y todavía lo sigue haciendo... Tenemos también el hecho de que la civilización industrial moderna favorece la disminución diferencial de los genes relacionados con la inteligencia. Parece ahora descontado que, tanto en la Rusia comunista como en la mayoría de los países capitalistas, las personas con elevada inteligencia por término medio se reproducen menos que las menos inteligentes; y que parte de esta diferencia (en inteligencia) está determinada genéticamente. Las diferencias genéticas son ligeras, pero como señalo en mi segundo capítulo, tales diferencias ligeras pueden multiplicarse rápidamente y producir efectos mayores. Si este proceso continúa, los resultados serían sumamente graves.

Es difícil que exista una cuestión más debatida en el campo de la biología humana que la cuestión de la contribución genética a la inteligencia y de su correlación con la fecundidad. Los "tipologistas" son completamente incapaces de discutir este tema porque no consiguen darse cuenta de que son fenómenos estadísticos con correlaciones sumamente incompletas. Todo el mundo reconoce hoy la ineficacia de las pruebas de inteligencia (IQ), en particular las pruebas de facilidad verbal. Asimismo todo el mundo comprueba la influencia considerable que en el resultado de tales pruebas ejerce el medio familiar, la ocasión y la educación general. Sin embargo, si todos estos factores se ponderan debidamente no cabe duda de que existe cierta correlación entre los resultados de las pruebas de inteligencia y la inteligencia genuina. Y tampoco cabe ninguna duda de que la inteligencia posee en parte base genética y que no tiene alcance para nuestra argumentación que la heredabilidad de la inteligencia sea de un 25 o de un 75 por ciento. Finalmente, hay abundantes pruebas estadísticas de que, en la mayoría de las comunidades, las gentes cuyas profesiones exigen suma inteligencia crean por término medio familias de menor tamaño y a una edad más avanzada que personas cuyas profesiones no tienen tales exigencias (por ejemplo, obreros no cualificados). Aunque esto todavía lo nieguen apasionadamente los "identicistas", el peso de las pruebas disponibles apoya completamente la conclusión de Huxley de que los menos dotados intelectualmente contribuyen menos al acervo de

genes de la siguiente generación que el término medio y, en verdad, mucho menos. He aquí otro ejemplo del principio expuesto en el Capítulo VIII, de que la selección natural es incapaz de discriminar entre el éxito en la reproducción como tal y el éxito en la reproducción debido a la posesión de características que beneficien la adaptación de la especie como un todo.

Se ha pretendido que las inteligencias superiores no son sino una "orla" homocigótica debida a la segregación de complejos de genes heterocigóticos previamente equilibrados y que su menor reproductividad es resultado de la inferioridad homocigótica. No dudo de que esto es verdad en cierto grado, pero me parece que hay muchas pruebas que lo desmienten como generalización más amplia. Ante todo, este aserto se basa en el supuesto de que la fecundidad baja de quienes poseen una inteligencia superior es una característica biológica. Sin embargo, todas las investigaciones especiales indican que la baja fecundidad de los profesionales se debe en gran parte al planteamiento familiar y no a neurosis ni a dificultades fisiológicas. Un estudio de personas con cocientes de inteligencias excepcionalmente altos hecho por Terman y Oden (1959) en California reveló que sobrepasaban el promedio de la población en salud mental y física, y que, de hecho, eran muy superiores. Otra refutación de que la baja fecundidad de los intelectos superiores sea en gran parte biológica consiste en el hecho de que en el mismo círculo de intelectuales en que era moda en los años 20 y 30 tener dos hijos, pasó a serlo en los 50 y 60 poseer cuatro o cinco hijos. No hay ninguna prueba que sugiera que la fecundidad inferior de los intelectos superiores sea comparable con el descenso de fertilidad de estirpes de *Drosophila* seleccionadas por el número alto de cerditas. La inteligencia, al menos en la especie humana, es en sí misma una característica fuertemente viable y por ello diferirá en su respuesta a la selección de aspectos cuantitativos del fenotipo, tales como el tamaño y número de cerditas que, en grado considerable, son subproductos pleiotrópicos de genes que forman el fondo genético general de los genes de viabilidad. Esta consideración es otra objeción a la teoría del polimorfismo equilibrado de inteligencia y fecundidad.

El supuesto de que toda selección dirigida conduce a una pérdida de adaptación es un error ampliamente aceptado entre los investigadores de la selección. Se basa en experimentos, discutidos en el Capítulo X, en los que poblaciones cerradas se expusieron a presiones de selección extremas. Tales condiciones, completamente artificiales, no deberían servir de base para generalizaciones amplias. En poblaciones naturales, por fuerte que sea la presión de selección dirigida, existe siempre simultáneamente una selección extremadamente alta en favor de la adaptación general. Si son poblaciones abiertas, siempre pueden ensayarse nuevas combinaciones de genes para el fenotipo deseado. El rápido aumento de tamaño de cerebro entre los australopitecos y el *Homo sapiens* demuestra lo mucho que puede cambiar el fenotipo sin pérdida ninguna de adaptación. Los logros espectaculares de la selección de animales domésticos y plantas cultivadas es otra prueba de la posibilidad de reunir la selección progresiva con la conservación de la adaptación al medio respectivo. No hay, pues, ninguna razón para que no pudiera proseguir el aumento en el tamaño del cerebro si hubiera un premio selectivo para tal proceso. Hay la posibilidad de que la meseta alcanzada por el tamaño del cerebro en la curva del cerebro de los homínidas indique un máximo favorable. La cabeza del niño humano ha de pasar en el parto a través de la pelvis de la madre y un cerebro excesivamente grande no cabe duda de que suma peligros al acto del parto y se seleccionaría en contra. Sin embargo, la selección natural ofrecería otras rutas posibles si la selección para el tamaño grande de cerebro fuera lo bastante fuerte: 1) aumento en el tamaño de la pelvis femenina; 2) acortamiento de la duración del embarazo; 3) desplazamiento de una parte mayor del período de desarrollo del cerebro a la pase postnatal. Estas y otras consideraciones favorecen la conclusión de que el aumento de tamaño de cerebro se ha detenido, no a causa de que haya entrado en una ruta de contraselección directa, sino debido a que ya no tiene premio en la reproducción.

Medidas eugenésicas

Están hoy en minoría los convencidos de que la contraselección opera en el hombre moderno y de que los genes y combinaciones de genes más deseables no se mantienen, a las frecuencias corrientes, en el acervo total de genes de la especie humana. Tal vez incluso estén en minoría entre los genéticos y los investigadores de poblaciones humanas. Pero supongamos, para seguir el razonamiento, que tuvieran razón. Entonces nuestro deber sería proponer contramedidas. Muchas de tales medidas se han propuesto, de hecho. Desgraciadamente, la mayoría son inadmisibles para el hombre moderno de mente liberal y amante de la libertad. Lo peor de todo es que en su mayor parte se trata de una eugenesia meramente negativa y que no contribuye materialmente al fin deseado. Sin embargo, la situación no es completamente desesperada.

Los criadores de animales han abandonado desde antiguo todas las tentativas de descubrir individualmente genes superiores. De hecho, caracteres económicos deseables como la gran producción de huevos en las gallinas o el gran rendimiento diario de leche en las vacas son muy difíciles de analizar no sólo genética, sino fisiológicamente. Toda suerte de factores generalizados como resistencia a enfermedades, mejor aprovechamiento del alimento, etc., contribuyen en gran parte al objetivo de la

selección. Uno podría realmente trasladar esto en términos de los objetivos deseables para el progreso biológico humano. Tal vez sea razonable suponer que una persona con un buen registro de resultados en ciertas áreas del esfuerzo humano posea por término medio una combinación de genes preferible a la de una persona cuyas obras sean menos espectaculares. En nuestra vida social actual, la persona superior está gravada de diversos modos, por impuestos y por otros medios, que le hacen más difícil mantener una familia numerosa. ¿Por qué, por ejemplo, la liberación de impuestos por los niños es una suma fija en vez de un porcentaje de los ingresos? ¿Por qué lo que se aprende en la escuela se basa, en gran parte, en la capacidad económica del padre en vez de en el aprovechamiento del estudiante? Innumerables reglas administrativas y leyes del gobierno discriminan sin advertirlo en contra de los miembros mejor dotados de la comunidad. Cambiar estas leyes de modo que premien la eficacia (la "oportunidad" de la verdadera democracia en lugar del identicismo) es algo muy distinto de distribuir privilegios según los criterios artificiales, arbitrarios de los racistas, como son el pelo rubio y los ojos azules. Creo firmemente que tales medidas positivas harían mucho más por aumentar los genes deseables en el acervo de genes humanos que las medidas negativas propuestas por los eugenistas de las generaciones anteriores. Es de suponer que se lograrían progresos más rápidos con el banco de esperma propuesto por Muller (1960), pero falta demostrar si es psicológicamente factible.

Superpoblación

Desgraciadamente, la pérdida progresiva de genes valiosos no es el único riesgo con que se enfrenta la especie humana. De hecho la superpoblación es un problema mucho más serio en el futuro inmediato. No hablo de aspectos materiales como el agotamiento de los recursos minerales y del suelo y la creciente dificultad de alimentar a 6 000, 8 000 o 10 000 millones de personas. La tecnología humana puede encontrar respuestas para todas estas dificultades. Sin embargo, no entiendo cómo puedan prosperar las mejores cosas en el hombre, su vida espiritual, su disfrute de la belleza de la naturaleza y todo lo que le distingue del animal si "ha de permanecer en su habitación", como ha señalado un escritor al tratar de este tema. Me parece que mucho antes de haberse alcanzado este punto, la lucha y preocupación del hombre con problemas sociales, económicos y técnicos habría sido tan grande y los subproductos perniciosos de las ciudades superpobladas tan perjudiciales que restaría poca ocasión para cultivar los atributos más elevados del hombre y más específicamente humanos. Ni tampoco veo dónde la selección natural podría

entrar en el cuadro para sostener esta tendencia. El hombre puede continuar prosperando físicamente en estas circunstancias, ¿pero estaría aún de un modo u otro cerca del ideal de hombre? Esperemos que los aspectos biológicos de la evolución del hombre se tengan debidamente en consideración por aquellos a quienes se confíe la tarea de planear el futuro de la humanidad.

VOCABULARIO

Acervo de genes (*Gene pool*). La totalidad de los genes de una población dada, que existen en un momento dado.

Acrocéntricos, cromosomas. Cromosomas con el centrómetro en los extremos o cerca de ellos; cromosomas de forma bacilar.

Adimensional, especie. Concepto de especie caracterizado por la falta de cruzamiento entre dos demos coexistentes, sin complicarlo con las dimensiones de espacio y tiempo.

ADN. Ácido desoxirribonucleico.

Aislamiento geográfico. La separación de un acervo de genes por barreras geográficas; el impedimento de intercambio de genes entre una población y otras mediante barreras geográficas.

Aislamiento mecánico. Aislamiento en la reproducción, que se debe a incompatibilidad mecánica de las estructuras genitales del macho y de la hembra.

Aislamiento, mecanismos de. Propiedades de los individuos que impiden el cruzamiento de individuos que pertenecen a poblaciones diferentes.

Alele. Cualquiera de las expresiones posibles (estados) de un gene (locus).

Alométrico, crecimiento. Crecimiento en el que la velocidad de crecimiento de una parte del organismo es diferente de la de otra parte o de la del cuerpo como un todo.

Alopátrida, hibridación. La hibridación de dos poblaciones o especies alopátridas en una zona de contacto.

con dos lotes de cromosomas desiguales, habitualmente debido a la hibridación de dos especies.

Alopátridas. Poblaciones o especies que ocupan ámbitos geográficos que se excluyen mutuamente (pero habitualmente adyacentes).

Alopoliploidia. Poliploide que se origina duplicando los cromosomas de un cigote

Anadromo. Peces que emigran del mar y remontan las aguas dulces a fin de desovar, como el salmón.

Anagénesis. Evolución progresiva ("ascendente").

Anfiploide. Alopoliploide.

Arrenotoquia. Partenogénesis haplodiploide de la que resultan machos a partir de óvulos sin fecundar y, por consiguiente, haploides.

Autopoliploidia. Poliploide originado por la duplicación de un lote de cromosomas.

Barrera geográfica. Todo terreno que impide el flujo de genes entre poblaciones.

Batesiano, mimetismo. Mimetismo (imitación) de una especie de mal sabor o perjudicial para el animal de presa por especies comestibles no emparentadas.

Biota. El conjunto de la fauna y de la flora.

Biotipo. Grupo de individuos genéticamente idénticos.

Canalización. La propiedad de las rutas de desarrollo de conseguir un fenotipo patrón a pesar de los trastornos genéticos o ambientales.

Canalizadora, selección. La selección de genes que estabilizarían las rutas de desarrollo, haciendo al fenotipo menos vulnerable al efecto de trastornos ambientales o genéticos.

Carga, aumento de (Input load). Carga de aleles inferiores en un acervo de genes, causada por mutación o inmigración.

Carga sustitucional. El precio, para una población, de reemplazar un alele por otro en el curso del cambio evolutivo.

Cariotipo. El complemento cromosómico.

Categoría superior. Categoría taxonómica de rango superior al de especie: género, familia, orden, etc.

Categoría taxonómica. Uno de los niveles de jerarquía a los que se adscribe un taxon, como subespecie, especie, género, etc.

Cenoespecies. Todas las ecoespecies relacionadas de modo que puedan intercambiar genes hasta un cierto grado mediante hibridación.

Centrómero. Región especial del cromosoma por donde se adhiere al huso.

Centros de diversificación. Áreas geográficas con el máximo número de estirpes cultivadas diferentes.

Ciclomorfosis. Cambio cíclico, estacional, de forma, en una serie de poblaciones idénticas genéticamente, como en cladóceros y rotíferos.

Cigote. Huevo fecundado. La célula (individuo) que resulta de la fecundación de un óvulo.

Círculo de formas. Término de Kleinschmidt (Formenkreis) que designa un conjunto de especies y subespecies (alopátridas) geográficamente representativas.

Cistrón. Gene funcional; la totalidad de sedes de locus de genes que conjuntamente regulan una función unitaria (por ejemplo, la formación de una enzima) (como se muestra por la acomplementariedad y el efecto cis-trans de una serie de mutantes recesivos).

Citoplásmico (factor). Factor genético del citoplasma.

Cladogénesis. Evolución ramificada.

Climáticas, reglas. Reglas que describen las regularidades en variación geográfica correlacionadas con gradientes climáticos.

Clona. Todos los individuos producidos por reproducción asexual procedentes de un único individuo producido sexualmente.

Compensación de dosificación. Efecto producido por genes modificadores que compensan la diferencia entre la dosificación de los genes ligados al sexo principales presentes en el macho y la hembra.

Concepto biológico de especie. Concepto de la categoría de especie basado en el aislamiento reproductivo de las poblaciones constituyentes a partir de otras especies.

Concurrencia. La busca simultánea de un recurso esencial del medio del que haya una provisión limitada.

Condicionamiento. El proceso de adquisición, por un animal, de la capacidad de responder a un estímulo dado, con la reacción adecuada para otro estímulo, cuando los dos estímulos se aplican simultáneamente cierto número de veces.

Conmutador, gene. Gene que hace que el epigenotipo se desvíe hacia una ruta de desarrollo diferente.

Corrimiento genético. Cambios en las frecuencias de genes de poblaciones que no se deben a selección, mutación ni inmigración.

Cromosomas salivales. Cromosomas gigantes (con pautas sumamente específicas de bandas oscuras y claras) que se encuentran en las glándulas salivales de ciertos tipos de dípteros (moscas, mosquitos, mosca de agua, etc.).

Cronoclino. Gradiente de carácter en la dimensión del tiempo.

De Vriesianismo. Hipótesis de la que la evolución en general y la especiación en particular son resultado de mutaciones bruscas (saltos).

Demo. Población local como se define en el Capítulo VII, página 151.

Depresión por consanguinidad (Inbreeding depression). Disminución de viabilidad causada por una creciente homocigosidad resultante de generar dentro de una población.

Diapausa. Interrupción temporal del crecimiento de los embriones o larvas de insectos, habitualmente durante la hibernación o estivación.

Dioico. Cuando el macho y la hembra poseen órganos reproductores segregados en individuos distintos.

Diploide. Que posee un lote doble de cromosomas, como es típico en los animales de la mayoría de los individuos procedentes de un huevo fecundado.

Disruptiva, selección. Selección en favor de extremos fenotípicos en una población (hasta que se consigue una discontinuidad).

Divergencia de carácter. Nombre dado por Darwin a las diferencias que se desarrollan en dos (o más) especies emparentadas en su ámbito compartido, debido a los efectos selectivos de la concurrencia.

Dominante. Se dice de un alele que determina el aspecto fenotípico del heterocigote.

Ecoespecies. Grupo de poblaciones relacionadas de modo que son capaces de intercambiar genes libremente sin pérdida de fertilidad o vigor de la descendencia (Turesson).

Ecofenotipo. Modificación no genética del fenotipo como respuesta a una condición ambiental.

Ecogeográficas, reglas. La formulación de regularidades en la variación geográfica (de tamaño, pigmentación, etc.) correlacionadas con condiciones ambientales.

Ecológica, raza. Raza local que debe sus atributos más notorios al efecto selectivo de un medio específico (véase ecotipo).

Ecotipo. Raza local que debe sus caracteres más notorios a efectos selectivos de medios locales (véase Ecológica, raza).

Ectotermo. Que posee una temperatura corporal determinada por la temperatura del ambiente; poiquilotermo.

Edáfica, raza. Raza afectada por las propiedades del sustrato (suelo) más que por otros factores ambientales.
Efecto de posición. La diferencia en la expresión fenotípica de un gene causada por un cambio en su relación espacial respecto a otros genes del cromosoma.
Eidos. Cada uno de los tipos fijos (ideas) que Platón concebía que subyacían en la aparente variabilidad de los fenómenos.
Entrecruzamiento (crossing over). Intercambio durante la meiosis de segmentos correspondientes entre cromosomas homólogos.
Epigámico. Que sirve para atraer o estimular individuos del sexo opuesto durante el galanteo.
Epigenético. De desarrollo; se refiere a la interacción de factores genéticos durante el proceso de desarrollo.
Epigenotipo. Sistema de desarrollo total; la totalidad de interacciones entre genes que se traducen en el fenotipo.
Equilibrada, carga. La que disminuye la adaptación general de una población a causa de la segregación de genotipos inferiores cuyos genes componentes se mantienen en la población, debido a que contribuyen a la adaptación en diferentes combinaciones (por ejemplo, como heterocigotes).
Equilibrado, polimorfismo. Polimorfismo mantenido por una superioridad selectiva de los heterocigotes sobre el mismo tipo de homocigotes.
Equilibrio interno. Las interacciones epistáticas armoniosas de genes en diferentes loci.
Especiación. La adquisición de aislamiento reproductivo por una población o grupos de poblaciones; la multiplicación de las especies.
Especiación geográfica. Adquisición de mecanismos de aislamiento por una población durante un período de aislamiento geográfico.
Especiación instantánea. Producción de un solo individuo que esté aislado en la reproducción de la especie a la que pertenecen los padres y que sea reproductiva y ecológicamente capaz de establecer una población de nueva especie.
Especiación semigeográfica. El desdoblamiento de una especie a lo largo de líneas de intergradación secundaria o a lo largo de líneas de un fuerte contraste ecológico.
Especiación simpátrida. Especiación sin aislamiento geográfico; la adquisición de mecanismos de aislamiento dentro de un demo.
Especie monotípica. Especie que contiene una sola subespecie (la denominada).
Estímulos superóptimos. Estímulos sensoriales a los que un animal responde más fuertemente que a los estímulos naturales para los que se seleccionó la respuesta.
Etológicas, barreras. Mecanismos de aislamiento causados por incompatibilidades de conducta de parejas potenciales.
Etológico. De conducta, en particular refiriéndose a los elementos de conducta específicos de especie, que determinan en gran parte genéticamente el fenotipo.
Eurioico. Con un amplio margen de selección de habitat.
Evolutiva, novedad. Estructura recientemente adquirida u otra propiedad que permita cumplir una nueva función.
Exclusión, principio de. El principio que asevera que dos especies no pueden coexistir en la misma localidad, si poseen idénticas exigencias ecológicas.

Factor controlador. Con referencia a la concurrencia, todo factor cuyo efecto se haga más grave al aumentar la densidad de población.

Fago. Virus bacteriano.
Falciforme, anemia de célula. Anemia debida a una mutación de hemoglobina que se encuentra principalmente en regiones tropicales y que es letal en homocigosis.
Fecundidad. Potencial reproductivo medido por la cantidad de gametos producidos, en particular óvulos.
Fenocopia. Modificación del fenotipo (debido a condiciones ambientales especiales) que se asemeja a un cambio del fenotipo causado por mutación.
Fenodesviantes. Fenotipos que se desvían de la población (o especie) media (o normal) debido a combinaciones de genes especiales, por ejemplo una homocigosidad extrema.
Fenotipo. La totalidad de características de un individuo (su aspecto) como resultado de la interacción entre genotipo y medio.
Fertilidad. Potencial reproductivo medido por la cantidad o porcentaje de huevos desarrollados y de parejas fértiles.
Fijación al azar. La pérdida de un alele (y la fijación de otro alele) en una población debido a accidentes de desmuestre.
Filopatrismo. El impulso (tendencia) de un individuo a volver a (o a permanecer) en su región de origen (lugar de nacimiento u otra localidad adoptada).
Flujo de genes. Intercambio de factores genéticos entre poblaciones, debido a la dispersión de gametos o cigotes.
Fusión céntrica. La fusión de dos cromosomas acrocéntricos (bacilares) en un solo cromosoma metacéntrico (V) por translocación y pérdida de un centrómero.
Fusionada, herencia. La fusión completa de los factores genéticos del padre y de la madre en la descendencia.

Gemelas, especies (Sibling species). Poblaciones morfológicamente similares o idénticas, pero aisladas en la reproducción.
Generación espontánea. El origen brusco, espontáneo de organismos a partir de materia inerte; actualmente desacreditada.
Genotipo. La totalidad de los factores genéticos que forman la constitución genética de un individuo.
Geoffroismo. La opinión de que existe una respuesta adaptativa del genotipo a las exigencias del medio; inducción ambiental de cambios genéticos apropiados; habitualmente (aunque no de modo estrictamente correcto) se incluye en el lamarckismo.
Ginogénesis. Desarrollo partenogenético del óvulo, después de que su membrana ha sido atravesada por un gameto masculino.
Gloger, regla de. "Las razas, en regiones calientes y húmedas, están más pigmentadas que las que se encuentran en regiones frías y secas."
Gonocorismo. La posesión de gónadas de un solo sexo (sea masculino o femenino) en un individuo.
Gonocorista. Se dice de los individuos que poseen únicamente gónadas funcionales de un sexo; poblaciones de reproducción compuestas de individuos masculinos y femeninos.
Grado. Un grupo de animales similares en nivel de organización; un nivel de progreso anagenético.
Grupo de especies. Grupo de especies íntimamente relacionadas habitualmente con ámbitos parcialmente superpuestos.

Habitat, selección de. La capacidad de un individuo que se dispersa de seleccionar un habitat apropiado (específico de especie).
Haploide. Que posee un solo lote de cromosomas; los gametos suelen ser haploides.
Hardy-Weinberg, fórmula de. La aseveración en términos matemáticos (págs. 181-182) de que la frecuencia de genes en una población permanece constante en ausencia de selección, de apareamiento no fortuito y de accidentes de desmuestre.
Heredabilidad. El componente genético de la variabilidad fenotípica.
Herencia particulada. Teoría de Mendel de que los factores genéticos recibidos de la madre y padre no se unen o fusionan, sino que conservan su integridad de generación en generación.
Hermafroditismo. La existencia de gónadas de ambos sexos en un solo individuo.
Heterocigote. Individuo con factores genéticos diferentes (aleles) en loci homólogos de los dos cromosomas paternales.
Heterocromático. De secciones cromosómicas: se tiñen de modo distinto que las porciones principales de los cromosomas.
Heterogamia. La conjugación de individuos desiguales; la preferencia de un individuo para conjugarse con un individuo de fenotipo o genotipo distinto (opuesto a la mogamia).
Heterosis. Superioridad selectiva de los heterocigotes.
Heterostilia. Poliforfismo de flores en las que estilos y estambres son de dos (o más) longitudes desiguales; sistema que asegura la fecundación cruzada.
Hibridación. Cruzamiento de individuos pertenecientes a dos poblaciones naturales desiguales.
Holometabólico. Se dice de un insecto que experimenta una metamorfosis completa entre las fases de larva y adulto.
Homeostasis de desarrollo. La capacidad de las rutas de desarrollo de producir un fenotipo normal, a pesar de trastornos de desarrollo o ambientales.
Homeostasis genética. La propiedad de la población de equilibrar su composición genética y de resistir cambios bruscos.
Homeótico, mutante. Se dice, en insectos, del cambio mutacional, en una serie de estructuras, de una ellas a la forma de otra estructura de la serie, como ala en haltera, arista en pata, ala en pata, etc.
Homocigote. Individuo con factores genéticos (aleles) idénticos en los loci homólogos (correspondientes) de los dos cromosomas paternales.
Homogamia. La preferencia de un individuo para aparearse con otro de fenotipo o genotipo similar.
Homostilo. Sistema de flores en que los estilos y estambres tienen igual longitud.

Insula (Isolate). Población o grupo de poblaciones separadas de otras poblaciones.
Insula geográfica (Geoprapĥic isolate). Población separada por barreras geográficas del cuerpo principal de la especie.
Insula periférica. Población aislada en o fuera de la periferia del ámbito de la especie.
Interacción epistática. Interacción de genes no alélicos.
Intergradación secundaria. La intergradación o hibridación de dos poblaciones distintas (o grupos de poblaciones) a lo largo de una zona de contacto secundario.
Introgresión. La incorporación de genes de una especie al acervo de genes de otra especie.

Introgresiva, hibridación. Toda hibridación que conduce a introgresión.
Inversión. Inversión del orden lineal de los genes en un segmento de un cromosoma.
Irreversibilidad. Incapacidad de un grupo de organismos que evolucionan (o de la estructura de un organismo) de volver a una condición ancestral; la teoría de la irreversibilidad es que una estructura o adaptación dada, que se ha perdido en la evolución, no puede recuperar de modo exacto su condición anterior.
Isoaleles. Aleles que procen diferencias fenotípicas ligeras que se necesitan técnicas especiales para revelar su presencia.
Isofenas. Líneas de un mapa que unen puntos de igual expresión de un carácter que varía clinalmente.

Lamarckismo. La teoría, defendida por Lamarck, de que la evolución se lleva a cabo por voluntad o por inducción ambiental.
Letales sintéticos. Cromosomas letales procedentes de cromosomas normalmente viables por recombinación, como resultado de un entrecruzamiento.
Locus (plural *loci*). Lugar que ocupa un gene dado en un cromosoma.
Luciérnagas. Coleóptero de la familia Lampyridae.
Ludwig, teorema de. La teoría de que se pueden sumar nuevos genotipos a una población, cuando pueden utilizar nuevos componentes del medio (ocupar un nuevo subnicho), aunque sean inferiores en el nicho ancestral.
Lujo. Vigor somático de híbridos (heterocigotes) que no contribuye a su adaptación.

Macrogénesis. El súbito origen de nuevos tipos por salto.
Meiosis. Dos divisiones celulares especiales consecutivas en las células germinales en desarrollo, caracterizadas por el emparejamiento y segregación de cromosomas homólogos. Los gametos resultan con dotaciones cromosómicas reducidas, es decir, haploides.
Melanismo industrial. Aumento de la frecuencia de individuos melánicos (oscuros) (morfos) en poblaciones de lepidópteros en regiones humosas.
Mendelismo. Herencia particulada; véase también De Vriesianismo.
Metacéntrico. Que posee el centrómero en algún lugar a lo largo del cromosoma, pero no en el extremo ni cerca de él; característico de cromosomas que poseen formas de J o V en la metafase.
Metamorfosis. Cambio drástico de forma durante el desarrollo, como cuando un renacuajo se transforma en rana, o una larva de insecto en imago.
Mimético, polimorfismo. Polimorfismo en el que los diversos morfos se asemejan a otras especies que sepan mal o dañen a un animal de presa; con frecuencia se limita a las hembras.
Mirmecofilia. La utilización por otros insectos, en su mayor parte coleópteros, de hormigueros como domicilio y fuente de alimento.
Modificador específico. Gene que posee la función específica, y tal vez exclusiva, de modificar la expresión de un gene en otro locus.
Modificadores. Genes que afectan a la expresión fenotípica de genes en otros loci.
Morfo. Cada una de las formas genéticas (variantes individuales) que dan lugar al polimorfismo.
Morfismo. Polimorfismo.
Multifactorial. Regulado por varios loci de genes.

Mulleriano, mimetismo. Semejanza entre varias especies que saben mal (incomestibles) para un animal de presa.
Mutación sistémica. Mutación, postulada por R. Goldschmidt, que reorganizaría básicamente el plasma germinal y daría origen a tipos completamente nuevos de organismos.
Mutacionismo. De Vriesianismo.

Neodarwinismo. Teoría de Weismann de la evolución; a veces toda teoría evolutiva moderna basada en la selección natural.
Neontología. El estudio de los organismos recientes: antinomia de *paleontología*.
Neotenia. Eliminación de metamorfosis hacia la fase adulta porque la reproducción se verifica en la fase larvaria o juvenil.
Nicho (ecológico). La constelación de factores ambientales a que una especie (u otro taxon) se adapta; la proyección hacia el exterior de las necesidades de un organismo, su modo específico de utilizar su medio.
Niveles de integración. Niveles de complejidad de estructuras, pautas o asociaciones en las que surgen nuevas propiedades, que no podrían haberse predicho de las propiedades de las partes componentes.
No disyunción. Incapacidad de separación de cromosomas emparejados en la meiosis con el paso consiguiente al mismo polo del huso, lo que se traduce en un número desigual de cromosomas en las células hijas.

Oligófago. Que se alimentan de pocas especies de plantas.
Oligogénico. Se dice de un carácter determinado por pocos genes.
Oligoléctico. Se dice de las abejas que recogen el polen de sólo contados tipos de flores.
Ontogénico. Relativo al desarrollo del individuo en particular a la embriogénesis.
Ordenaciones de genes. Secuencias alternativas de genes sobre cromosomas, debido a inversión, translocación o a otros cambios cromosómicos.
Organización, efecto de. Interacción entre loci adyacentes debida a los mismos caracteres de organización de los cromosomas.
Ortogénesis. Evolución de líneas filéticas siguiendo una ruta rectilínea predeterminada cuya dirección no se ha determinado por selección natural.

Panmixta. Se dice de una población que se reproduce por conjugaciones al azar, cuyo conjunto o especie forma un solo demo.
Paracéntricas, inversiones. Inversión que no incluye el centrómero.
Partenogénesis. El desarrollo de huevos sin fecundación.
Penetrancia (penetrance). La frecuencia con que un gene (dominante homocigote) se manifiesta en el fenotipo; la mayoría de los genes poseen un 100 % de penetrancia.
Pensamiento tipológico. Concepto en el que se desecha la variación y los miembros de una población se consideran réplicas del "tipo", del *eidos* platónico.
Pericéntricas, inversiones. Inversión que incluye el centrómero.
Plasmagenes. Factores genéticos localizados en el citoplasma (fuera del núcleo).
Pleiotropía. La capacidad de un gene de afectar a varios caracteres, es decir, a varios aspectos del fenotipo.

Pleistoceno, refugios en el. Áreas favorables al sur de los bordes del hielo, donde las especies y poblaciones sobrevivieron a períodos de glaciación.
Ploidia. Término que se refiere al número de lotes de cromosomas.
Población abierta. Población libremente expuesta a flujo de genes y sometida a un gran ingreso de genes ajenos por inmigración.
Población cerrada. Población sin ningún aumento genético que no sea por mutación.
Poiquilotermo. Ectotermo.
Polífago. Que se alimenta de muchos tipos de alimento; por ejemplo, de muchas especies de plantas huésped.
Polifenismo. La existencia de varios fenotipos en una población, cuyas diferencias no son el resultado de diferencias genéticas.
Poligenes. Genes que, junto con otros varios o muchos, regulan un carácter.
Polimorfismo. La existencia simultánea en una población, de varios fenotipos discontinuos controlados genéticamente, cuya frecuencia, incluso la del tipo más raro, sea mayor que la que puede mantenerse por mutación recurrente.
Polimorfismo transitorio. Polimorfismo que existe durante el período en que un alele se reemplaza por otro superior.
Poliploidia. Condición en la que el número de lotes de cromosomas en el núcleo es un múltiplo (mayor de dos) del número haploide.
Politípica. Se dice de una categoría que contiene dos o más categorías inmediatamente subordinadas; por ejemplo, una especie con varias subespecies.
Politípica, subespecie. Subespecie compuesta de poblaciones muy distantes, pero fenotípicamente idénticas.
Preadaptación. La posesión de las propiedades necesarias para permitir un desplazamiento al interior de un nuevo nicho o habitat. Una estructura está preadaptada, si puede asumir una función nueva sin interferencia con la función original.
Preformismo. La creencia de que el huevo (esperma o cigote) contiene un adulto preformado en miniatura para ser "desplegado" durante el desarrollo.
Presión meiótica (Meiotic drive). Fuerza capaz de alterar la mecánica de la división celular meiótica, de modo que los dos tipos de gametos producidos por un heterocigote no se produzcan con la misma frecuencia.
Principio del fundador. Principio que dice que los fundadores de una nueva colonia (o población) sólo contienen una pequeña fracción de la variación genética total de la población (o especie) paternal.
Principio de Gause. Principio de exclusión.
Procariota. Microorganismos (virus, bacterias, algas azulado verdosas) que carecen de núcleos bien definidos y de meiosis.
Pseudoaleles. Genes situados en loci adyacentes que reaccionan fisiológicamente de muchos modos como si fueran aleles, y entre los que el entrecruzamiento es muy raro.
Pseudogamia. Ginogénesis.
Pseudopoliploidia. Relación numérica de lotes de cromosomas en grupos de especies relacionadas, que conduce a su interpretación errónea como poliploides.

Quiasma. Cromosoma con forma de X causado por la ruptura, intercambio y fusión mutua de segmentos equivalentes de cromátides homólogos (en la división celular meiótica).

Radiación adaptativa. Divergencia evolutiva de los miembros de una sola línea filética en una serie de nichos o zonas adaptativas bastante distintas.

Rassenkreis. Expresión alemana que significa especie politípica; no "un círculo de razas".

Razas de sustrato. Raza local seleccionada para que su color concuerde con el del sustrato; por ejemplo, una raza negra sobre una corriente de lava.

Recesividad. La incapacidad de un gene de manifestar su presencia en el fenotipo del heterocigote.

Reconocimiento de la especie. Intercambios de estímulos y respuesta apropiados (específicos de especie) entre individuos de una especie (particularmente durante el galanteo).

Reduccionismo. La creencia errónea de que fenómenos complejos puedan explicarse por completo reduciéndolos a las partes componentes mínimas posibles y explicando éstas.

Respuesta correlacionada. Cambio del fenotipo que se produce como consecuencia incidental de selección para un carácter al parecer independiente, como la esterilidad que resulta de la selección en favor del número alto de cerditas.

Salto. Cambio por un salto que salva una discontinuidad.

Selección estabilizadora. La eliminación por selección de todos los fenotipos que se desvían demasiado del tipo medio de la población y, por consiguiente, también de los genes que producen tales fenotipos desviados.

Selección normalizadora. La eliminación por selección de todos los genes que producen desviaciones del fenotipo normal (promedio) de una población.

Semiespecie. Las especies componentes de una superespecie (Mayr); asimismo, las poblaciones que han adquirido algunos atributos de especie, pero no todos; casos limítrofes entre especie y subespecie.

Simpátridas. Dos o más poblaciones que conviven en la misma región; con más precisión, se dice, respecto a otra, de una población que se mantiene en condición de reproducción, dentro del ámbito que recorren los individuos de la otra.

Subespecie. Conjunto de poblaciones locales de una especie que habitan una subdivisión geográfica del ámbito de la especie y que difieren taxonómicamente de otras poblaciones de la especie.

Superespecie. Grupo monofilético de especies, total o esencialmente alopátridas, que son demasiado distintas para incluirse en una sola especie.

Supergene. Segmento de cromosoma que está protegido contra entrecruzamientos y que se transmite como un solo gene.

Superposición circular. Fenómeno en el que una cadena de poblaciones contiguas e intergraduales se encorva hacia atrás hasta que los eslabones terminales se superponen y se comportan recíprocamente como especies verdaderas (no se cruzan).

Supradominancia (Overdominance). Superioridad del heterocigote sobre ambos tipos de homocigotes.

Supresor, gene (Switch gene). Gene que suprime la expresión fenotípica de un gene de otro locus.

Taxon (pl. *taxa*). Grupo de organismos reconocidos como unidad formal en un nivel cualquiera de clasificación jerárquica; por ejemplo, osos polares, osos, carnívoros, mamíferos y cordados constituyen taxa.

Telitoquia. Partenogénesis de un tipo en el que las hembras dan lugar a descendientes hembras sin fecundación.

Telómero. Material postulado en el extremo de un cromosoma que posee ciertas propiedades que no se encuentran en el resto del cromosoma.

Teoría sintética. Teoría evolutiva corriente que es una síntesis de los mejores componentes de muchas teorías previamente propuestas, con la mutación y la selección como elementos básicos.

Territorio. Área defendida por un animal contra otros miembros de su especie (y ocasionalmente contra los de otras especies).

Tetraploide. Poliploide con cuatro lotes haploides de cromosomas, normalmente resultado de doblar el número de cromosomas diploides.

Translocación. El desplazamiento de un segmento de un cromosoma a otro cromosoma.

Variación geográfica. Las diferencias entre poblaciones de una misma especie segregadas espacialmente; diferencias de población en el espacio.

Variación merística. Variación de caracteres que pueden contarse, como el número de vértebras, escamas, radios de aletas, etc.

Varianza aditiva. La que se debe al valor medio de los diferentes genes.

Variedad. Término ambiguo de la taxonomía clásica (linneana) para un grupo heterogéneo de fenómenos que incluyen variaciones no genéticas del fenotipo, morfos, crías domésticas y razas geográficas.

BIBLIOGRAFÍA

Adriaanse, A.

1947. *Ammophila campestris* Latr. und *Ammophila adriaansei* Wilcke. *Behaviour* 1:1-34.

Aeppli, E.

1952. Natürliche Polyploidie bei den Planarien *Dendrocoelum lacteum* (Müller) und *Dendrocoelum infernale* (Steinmann). *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 84:182-212.

Aird, I., H. H. Bentall, and J. A. Fraser Roberts

1953. Relationship between cancer of stomach and the ABO groups. *Brit. Med. J.* 1:799-801.

Aitken, T. H. G.

1945. Studies on the anopheline complex of western America. *Univ. Calif. Publ. Entomol.* 7:273-364.

Aksiray, F.

1952. Genetical contributions to the systematical relationship of anatolian cyprinodont fishes. *Publ. Hydrobiol. Res. Inst. Univ. Istanbul* (B) 1:33-81.

Alberti, B.

1943. Zur Frage der Hybridisation zwischen *Colias erate, hyale,* und *edusa* und über die Umgrenzung der drei Arten. *Mitt. Münch. Entomol. Ges.* 33:606-624.

Albonico, R.

1948. Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fer., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. *Rev. Suisse Zool.* 55:347-425.

Aldrich, J. W.

1946. Significance of racial variation in birds to wildlife management. *J. Wildl. Mgmt.* 10:86-93.

Alexander, R. D.

1957a. The taxonomy of the field crickets of the eastern United States (Orthoptera: Gryllidae: *Acheta*). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 50:584-602.

1957b. The song relationships of four species of ground crickets (Orthoptera: Gryllidae: *Nemobius*). *Ohio J. Sci.* 57:153-163.

1960. Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. In W. E. Lanyon

and W. N. Tavolga, eds., *Animal sounds and communication* (AIBS Publ. No. 7), 38-92.
1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17:130-223.
Alexander, R. D., and R. S. Bigelow
1960. Allochronic speciation in field crickets, and a new species, *Acheta veletis*. *Evolution* 14:334-346.
Alexander, R. D., and T. E. Moore
1962. The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, etc. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, No. 121:1-59.
Alexander, R. D., and E. S. Thomas
1959. Systematic and behavioral studies on the crickets of the *Nemobius fasciatus* group (Orthoptera: Gryllidae: Nemobiinae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 52:591-605.
Allard, H. A.
1929. Physiological differentiation in overwintering individuals of certain musical Orthoptera. *Canad. Entomol.* 61:195-198.
Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt
1949. *Principles of animal ecology* (Saunders, Philadelphia).
Allen, J. A.
1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Rev.* 1:108-140.
Allison, A. C.
1955. Aspects of polymorphism in man. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:239-255.
1959. Metabolic polymorphisms in mammals and their bearing on problems of biochemical genetics. *Amer. Nat.* 93:5-17.
Alpatov, W. W.
1929. Biometrical studies on variation and races of the honey-bee (*Apis mellifera*). *Quart. Rev. Biol.* 4:1-58.
Altenburg, E.
1934. A theory of hermaphroditism. *Amer. Nat.* 68:88-91.
Altevogt, R.
1957. Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 46:1-110.
Amadon, D.
1943. Specialization and evolution. *Amer. Nat.* 77:133-141.
1947. Ecology and the evolution of some Hawaiian birds. *Evolution* 1:63-68.
1950. The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae). *Bull. Amer Mus. Nat. Hist.* 95:151-262.
1953a. Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 100:397-451.
1953b. Remarks on the Asiatic hawk-eagles of the genus *Spizaëtus*. *Ibis* 95:492-500.
1959. The significance of sexual differences in size among birds. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:531-536.

Anderson, E.
1937. Supra-specific variation in nature and in classification from the viewpoint of botany. *Amer. Nat.* 71:223-235.
1949. *Introgressive hybridization* (Wiley, New York).
1953. Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* 28:280-307.
Anderson, E., and L. Hubricht
1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *Amer. J. Botany* 25:396-402.
Andrewartha, H. G.
1961. *Introduction to the study of animal populations* (Methuen, London).
Andrewartha, H. G., and L. C. Birch
1954. *The distribution and abundance of animals* (University of Chicago Press, Chicago).
Arambourg, C.
1955. A recent discovery in human paleontology. *Atlanthropus* of Ternifine (Algeria). *Amer. J. Phys. Anthropol.* (n.s.) 13:191-201.
Arkell, W. J., and J. A. Moy-Thomas
1940. Palaeontology and the taxonomic problem. In J. S. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 395-410.
Armstrong, T.
1945. Differences in the life history of the codling moth *Carpocapsa pomonella* (L.), attacking pear and apple. *Canad. Entomol.* 77:231-233.
Arndt, W.
1941. Die Anzahl der bisher in Deutschland (Altreich) nachgewiesenen rezenten Tierarten. *Zoogeographica* 4:28-92.
Ashton, E. H., and S. Zuckerman
1950. The influence of geographic isolation on the skull of the green monkey (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *Proc. Roy. Soc., London* (B) 137:212-238.
Atoda, K.
1951. The larva and postlarval development of the reef-building corals. IV. *Galaxea aspera* Quelch. *J. Morphol.* 89:17-35.
Atz, J. W.
1952. Narial breathing in fishes and the evolution of internal nares. *Quart. Rev. Biol.* 27:366-377.
Avery, O. T., C. M. MacLeod, and M. McCarty
1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Induction of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *J. Exptl. Med.* 79:137-158.
Babcock, E. B.
1947a. The genus *Crepis*, Part I. The taxonomy, phylogeny, distribution, and evolution of *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Botany* 21:1-197.
1947b. The genus *Crepis*, Part II. Systematic treatment. *Univ. Calif. Publ. Botany* 22:199-1030.
Babers, F. H., and J. J. Pratt, Jr.
1951. *Development of insect resistance to insecticides. II. A critical review*

of the literature up to 1951 (U.S. Dept. Agr., May, E-818), 1-45.
Bacci, G.
1949. Ricerche su *Asterina gibbosa* (Penn.). II. L'ermafroditismo in una popolazione di Plymouth. *Arch. Zool. Ital.* 34:49-73.
1950. Osservazioni sulla sessualità dei Nereimorfi (Anellidi Policheti). *Boll. Zool.* 17:55-61.
1955a. Variabilità sessuale di popolazioni, razze e specie ermafrodite. *Ricerca Sci., Suppl.* 25:1-6.
1955b. La variabilità dei genotipi sessuali negli animali ermafroditi. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 26:110-137.
Baer, J. G.
1951. *Ecology of animal parasites* (University of Illinois Press, Urbana).
Baerends, G. P., and J. M. Baerends-Van Roon
1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour, Suppl.* 1:1-243.
Bagenal, T. B.
1951. A note on the papers of Elton and Williams on the generic relations of species in small ecological communities. *J. Animal Ecol.* 20:242-245.
Bailey, D. W.
1956. Re-examination of the diversity in *Partula taeniata*. *Evolution* 10:360-366.
Bailey, R. M.
1942. An intergeneric hybrid rattlesnake. *Amer. Nat.* 76:376-385.
Baker, H. G.
1948. The ecotypes of *Melandrium dioicum* (L. emend.) Coss. & Germ. *New Phytol.* 47:131-145.
1951. Hybridization and natural gene-flow between higher plants. *Biol. Rev.* 26:302-337.
Baker, P. T.
1958. The biological adaptation of man to hot deserts. *Amer. Nat.* 92:337-357.
Baker, R. H.
1960. Mammals of the Guadiana Lava Field, Durango, México. *Mich. State Univ., Biol. Ser.* 1:305-327.
Baldi, E., A. Buzzati-Traverso, L. L. Cavalli, and L. Pirocchi
1945. Frammentamento di una popolazione specifica (*Mixodiaptomus laciniatus* Lill.) in un grande lago in sottopopolazioni geneticamente differenziate. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 2:169-216.
Baldwin, J. M.
1896. A new factor in evolution. *Amer. Nat.* 30:441-451, 536-553.
Baldwin, P. H.
1953. Annual cycle, environment and evolution in the Hawaiian honeycreepers (Aves: Drepaniidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 52:285-398.
Banks, R. C., and N. K. Johnson
1961. A review of North American hybrid hummingbirds. *Condor* 63:3-28.

Barber, H. S.
1951. North American fireflies of the genus *Photuris*. *Smithsonian Misc. Coll.* 117:1-58.
Barigozzi, C.
1957. Genotipi complessi e loro trasformazioni, a proposito dei tumori melanotici di *Drosophila*. *Boll. Zool.* 24:411-425.
Barnicot, N. A.
1959. Climatic factors in the evolution of human populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:115-129.
Barr, T. C., Jr., L. H. Hyman, H. H. Hobbs, Jr., C. J. and M. L. Goodnight, K. Christiansen, O. Park, J. C. Chamberlin, D. R. Malcolm, N. B. Causey, and Brother G. Nicholas
1960. Speciation and raciation in cavernicoles. *Amer. Midl. Nat.* 64:1-160.
Barter, G. W., and W. J. Brown
1949. On the identity of *Agrilus anxius* Gory and some allied species (Coleoptera: Buprestidae). *Canad. Entomol.* 81:245-249.
Bartholomew, G. A., Jr., and J. B. Birdsell
1953. Ecology and the protohominids. *Amer. Anthropol.* 55:481-498.
Basrur, V. R., and K. H. Rothfels
1959. Triploidy in natural populations of the black fly *Cnephia mutata* (Malloch). *Canad. J. Zool.* 37:571-589.
Bastock, M.
1956. A gene mutation which changes a behavior pattern. *Evolution* 10:421-439.
Bastock, M., and A. Manning
1955. The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour* 8:7-111.
Bateman, A. J.
1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
1950. Is gene dispersion normal? *Heredity* 4:353-363.
Bateman, K. G.
1959. The genetic assimilation of four venation phenocopies. *J. Genet.* 56:443-474.
Bates, H. W.
1863. *The naturalist on the river Amazons* (John Murray, London), vol. 1.
Bates, M.
1949. *The natural history of mosquitoes* (Macmillan, New York).
Bateson, W.
1894. *Materials for the study of variation* (Macmillan, New York).
1913. *Problems of genetics* (Yale University Press, New Haven).
1922. Evolutionary faith and modern doubts. *Science* 55:55-61.
Battaglia, B.
1956. Differenziamento fisiologico e incipiente isolamento intraspecifico in *Tisbe reticulata* Bocquet. *Atti Ist. Veneto Sci.* 114:111-125.
1958. Balanced polymorphism in *Tisbe reticulata*, a marine copepod. *Evolution* 12:358-364.

Bauer, H.
1947. Karyologische Notizen I. Über generative Polyploidie bei Dermapteren. *Z. f. Naturforsch.* 2b:63-66.
Baur, E.
1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung Antirrhinum... *Z. ind. Abst.-u. Vererb.* 63:256-302.
Baur, G.
1893. Further notes on American box-tortoises. *Amer. Nat.* 27:677-678.
Beardmore, J. A.
1960. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures. *Heredity* 14:411-422.
1961. Diurnal temperature fluctuation and genetic variance in *Drosophila* populations. *Nature* 189:162-163.
Beardmore, J. A., Th. Dobzhansky, and O. A. Pavlovsky
1960. An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 14:19-33.
Beaudry, J. R.
1960. The species concept: its evolution and present status. *Rev. Canad. Biol.* 19:219-240.
Becher, E.
1917. *Die fremddienliche Zweckmässigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen* (Veit, Leipzig).
Beddall, B. G.
1957. Historical notes on avian classification. *Systematic Zool.* 6:129-136.
Beer, R. E.
1955a. Biological studies in the genus *Periclista* (Hymenoptera, Tenthredinidae, Blennocompinae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 28:19-26.
1955b. Biological studies and taxonomic notes on the genus *Strongylogaster* Dahlbom (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 37:223-249.
Beermann, W.
1952. Chromosomenpolymorphismus und Bastardierung zweier Chironomus-Arten. *Verh. Deut. Zool. Ges., Freiburg, 1952*, 290-295.
1961. Ein Balbiani-Ring als Locus einer Speicheldrüsen-Mutation. *Chromosoma* 12:1-25.
Beheim, D.
1942. Über den taxonomischen und isolierenden Wert der Forcepsvariationen einiger Caraboidea. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 39:21-46.
Beirne, B. P.
1952. *British pyralid and plume moths* (Frederick Warne, London).
Benazzi, M.
1949. Ricerche genetico-sistematiche sui tricladi. *Ricerca Sci., Suppl.* 19:1-8.
1950. Problemi di zoogeografia tirrenica studiati nelle planarie. *Atti Soc. Toscana Sci. Nat. Mem.* 57(B):21-28.
1957. Considerazioni sulla evoluzione cromosomica negli animali. *Boll. Zool.* 24:373-409.

Bennett, D., S. Badenhausen, and L. C. Dunn
1959. The embryological effects of four late-lethal t-alleles in the mouse, which affect the neural tube and skeleton. *J. Morphol.* 105:105-143.
Benson, C. W.
1946. On the change of coloration in *Lybius zombae* (Shelley). *Bull. Brit. Ornithol. Club* 67:33-35.
1948. Geographical voice-variation in African birds. *Ibis* 90:48-71.
Benson, R. B.
1950. An introduction to the natural history of British sawflies. *Trans. Soc. Brit. Entomol.* 10:45-142.
Benson, S. B.
1933. Concealing coloration among some desert rodents of southwestern United States. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 40:1-70.
Benzer, S.
1957. The elementary units of heredity. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *The chemical basis of heredity* (John Hopkins Press, Baltimore), 70-93.
Bergmann, C.
1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, pt. 1:595-708.
Berrill, N. J.
1955. *The origin of vertebrates* (Clarendon Press, Oxford).
Betts, M. M.
1955. The food of titmice in oak woodland. *J. Animal Ecol.* 24:282-323.
Bigelow, R. S.
1958. Evolution in the field cricket, *Acheta assimilis* Fab. *Canad. J. Zool.* 36:139-151.
Bilton, L.
1957. The Chillingham herd of wild cattle. *Trans. Nat. Hist. Soc. Northumberland, Durham and Newcastle upon Tyne* 12:137-160.
Birch, L. C.
1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. III. The relation between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food. *Evolution* 7:136-144.
1954. Experiments on the relative abundance of two sibling species. *Austral. J. Zool.* 2:66-74.
1955. Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding. *Evolution* 9:389-399.
1957a. The meanings of competition. *Amer. Nat.* 91:5-18.
1957b. The role of weather in determining the distribution and abundance of animals. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:203-218.
1961. Natural selection between two species of tephritid fruit fly of the genus *Dacus*. *Evolution* 15:360-374.
Birdsell, J. B.
1950. Some implications of the genetical concept of race in terms of spatial analysis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 15:259-314.

Biswas, B.
1950. On the shrike *Lanius tephronotus* (Vigors), with remarks on the *erythronotus* and *tricolor* groups of *Lanius schach* Linné, and their hybrids. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 49:444-455.
Blair, A. P.
1941. Variation, isolation mechanisms, and hybridization in certain toads. *Genetics* 26:398-417.
1942. Isolating mechanisms in a complex of four species of toads. *Biol. Symp.* 6:235-249.
1955. Distribution, variation, and hybridization in a relict toad (*Bufo microscaphus*) in southwestern Utah. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1722:1-38.
Blair, W. F.
1943. Ecological distribution of mammals in the Tularosa Basin, New Mexico. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 20:1-24.
1947. Estimated frequencies of the buff and gray genes (G,g) in adjacent populations of deer-mice (*Peromyscus maniculatus blandus*) living on soils of different colors. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 36:1-16.
1950. Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. *Evolution* 4:253-275.
1951. Interbreeding of natural populations of vertebrates. *Amer. Nat.* 85:9-30.
1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea-M. carolinensis* complex. *Evolution* 9:469-480.
1958a. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *Amer. Nat.* 92:27-51.
1958b. Response of a green treefrog (*Hyla cinerea*) to the call of the male. *Copeia,* No. 4:333-334.
1959. Genetic compatibility and species groups in U. S. toads (*Bufo*). *Texas J. Sci.* 11:427-453.
Blair, W. F., and M. J. Littlejohn
1960. Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution* 14:82-87.
Blanchard, B. D.
1941. The white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) of the Pacific seaboard: environment and annual cycle. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 46:1-178.
Blasing, I.
1953. Experimentelle Untersuchungen über den Umfang der ökologischen und physiologischen Toleranz von *Planaria alpina* Dana und *Planaria gonocephala* Dugès. *Zool. Jahrb. (Physiol.)* 64:112-152.
Blaxter, J. H. S.
1958. The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological, evolutionary, and genetical theory. *Rapp. Cons. Explor. Mer* 143:10-19.

Bloomer, H. H.
1939. A note on the sex of *Pseudanodonta* and *Anodonta*. *Proc. Malacol. Soc. London* 23:285-297.
Bock, W. J.
1959a. The status of the semipalmated plover. *Auk* 76:98-100.
1959b. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* 13:194-211.
Bock, W. J., and W. D. Miller
1959. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1931:1-45.
Bocquet, C.
1951. Recherches sur *Tisbe* (= *Idyaea*) *reticulata,* n. sp. *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 87:335-416.
1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 90:187-450.
Bocquet, C., C. Lévi, and G. Teissier
1951. Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum*. *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 87:245-298.
Bocquet, C., and G. Teissier
1960. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. Stabilité du polychromatisme local. *Cahiers Biol. Marine* 1:103-111.
Bodmer, W. F., and A. W. F. Edwards
1960. Natural selection and the sex ratio. *Ann. Human Genet.* 24:239-244.
Boettger, C. R.
1931. Die Entstehung von Populationen mit bestimmter Variantenzahl bei der Landschneckengattung *Cepaea* Held. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 58:295-316.
Bogert, C. M.
1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In W. E. Lanyon and W. N. Tavolga, eds., *Animal sounds and communication* (AIBS Publ. No. 7), 137-320.
Bøggild, O., and J. Keiding
1958. Competition in house fly larvae. *Oikos* 9:1-25.
Bohart, G. E.
1942. Notes on some feeding and hibernation habits of California *Polistes*. *Pan-Pacific Entomol.* 18:30.
Bordes, F. H.
1960. Evolution in the paleolithic cultures. In S. Tax, ed., *The evolution of man* (University of Chicago Press, Chicago), 99-110.
Boschma, H.
1948. The species problem in *Millepora*. *Zool. Verh.* No. 1:1-115.
Bösiger, E.
1953. Fréquence des mutations visibles dans deux populations naturelles de *Drosophila melanogaster*. *Compt. Rend.* 236:1999-2002.
1957. Sur la parade nuptiale des mâles de deux souches de *Drosophila melanogaster*. *Compt. Rend.* 244:2107-2110.

1960. Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution. *Experientia* 16:270-273.
Bovey, P.
1941. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L. (Lep. Zygaenidae). *Rev. Suisse Zool.* 48:1-90.
Bowman, T. E.
1955. A new copepod of the genus *Calanus* from the northeastern Pacific with notes on *Calanus tenuicornis* Dana. *Pacific Sci.* 9:413-422.
Boyd, W.
1950. *Genetics and the races of man* (Little, Brown, Boston).
Bozic, B.
1960. Le genre *Tigriopus* Norman (Copépodes Harpacticoïdes) et ses formes européennes; recherches morphologiques et expérimentales. *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 98:167-269.
Breese, E. L., and K. Mather
1957. The organisation of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. I. Hair characters. *Heredity* 11:373-395.
1960. The organisation of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. II. Variability. *Heredity* 14:375-399.
Bresson, J.
1955. Aselles de sources et de grottes d'Eurasie et d'Amérique du Nord. *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 92:45-77.
Brett, C. H.
1947. Interrelated effects of food, temperature, and humidity on the development of the lesser migratory grasshopper. *Oklahoma Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.*, No. T-26:1-50.
Brian, M. V.
1956. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *J. Animal Ecol.* 25:319-337.
Brian, M. V., and A. D. Brian
1949. Observations on the taxonomy of the ants *Myrmica rubra* L. and *M. laevinodis* Nyl. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 100:393-409.
Briles, W. E., C. P. Allen, and T. W. Millen
1957. The B blood group system of chickens. I. Heterozygosity in closed populations. *Genetics* 42:631-648.
Brinck, P.
1948. Coleoptera of Tristan da Cunha. *Results Norv. Sci. Exped. Tristan da Cunha 1937-1938*, No. 17:1-122.
Brinkhurst, R. O.
1959. Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *J. Animal Ecol.* 28:211-230.
Brinkmann, R.
1929. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. *Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, Math. Nat. Kl.* (N. F.) 13:1-249.
Brinton, E.
1959. Geographical isolation in the pelagic environment. A discussion of the distribution of euphausiid crustaceans in the Pacific. *Intern. Oceanogr. Congr., Washington, 1959*:255-256 (preprint).

Brncic, D.
1954. Heterosis and the integration of the genotype in geographical populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 39:77-88.
Broadhead, E.
1958. The psocid fauna of larch trees in northern England—an ecological study of mixed species populations exploiting a common resource. *J. Animal. Ecol.* 27:217-263.
Brooks, J. L.
1946. Cyclomorphosis in *Daphnia*. I. An Analysis of *D. retrocurva* and *D. galeata*. *Ecol. Monographs* 16:409-447.
1947. Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 33:141-148.
1950. Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.* 25:30-176.
1957a. The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Connecticut Acad. Arts Sci.* 13:1-180.
1957b. The species problem in freshwater animals. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. No. 50), 81-123.
Brower, L. P.
1958. Larval foodplant specificity in butterflies of the *Papilio glaucus* group. *Lepidopterists' News* 12:103-114.
1959a. Speciation in butterflies of the *Papilio glaucus* group. I. Morphological relationships and hybridization. *Evolution* 13:40-63.
1959b. Speciation in butterflies of the *Papilio glaucus* group. II. Ecological relationships and interspecific sexual behavior. *Evolution* 13:212-228.
Brown, A. W. A.
1958. *Insecticide resistance in arthropods* (World Health Organisation, Monogr. Ser., No. 38), 1-240.
Brown, W. C., and J. T. Marshall, Jr.
1953. New scincoid lizards from the Marshall Islands, with notes on their distribution. *Copeia*, No. 4:201-207.
Brown, W. J.
1945. Food-plants and distribution of the species of *Calligrapha* in Canada, with descriptions of new species (Coleoptera, Chrysomelidae). *Canad. Entomol.* 77:117-133.
1956. The new world species of *Chrysomela* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Canad. Entomol.* 88 (Suppl. 3):1-54.
1958. Sibling species in the Chrysomelidae. *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol.* 1:103-110.
1959. Taxonomic problems with closely related species. *Ann. Rev. Entomol.* 4:77-98.
Brown, W. L.
1950. The status of two common North American carpenter ants. *Entomol. News* 61:157-161.

Brown, W. L., and E. O. Wilson
1956. Character displacement. *Systematic Zool.* 5:49-64.
Brues, A. M.
1954. Selection and polymorphism in the A-B-O blood groups. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 12:559-597.
Brues, C. T.
1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *Amer. Nat.* 58:127-144.
Buch, L. von
1825. *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln* (Kgl. Akad. Wiss., Berlin), 132-133.
Buchanan, L. L.
1947. A correction and two new races in *Graphognathus* (white-fringed beetles) (Coleoptera, Curculionidae). *J. Wash. Acad. Sci.* 37:19-22.
Buchholz, K. F.
1954. Zur Kenntnis der Rassen von *Lacerta pityusensis* Bosca (Reptilia, Lacertidae). *Bonn. Zool. Beitr.* 5:69-88.
Buchner, H., and F. Mulzer
1961. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere. II. Der Ablauf der Variation im Freien. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 50:330-374.
Buchner, H., F. Mulzer, and F. Rauh
1957. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere. I. Problemstellung und vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse. *Biol. Zentr.* 76:289-315.
Bullock, T. H.
1957. The objectives of studying physiology as function of latitude and longitude. *Ann. Biol.* 33:199-203.
Bumpus, H. C.
1896. The variations and mutations of the introduced sparrow, *Passer domesticus. Biol. Lectures, Marine Biol. Lab. Wood's Hole* (1896-1897), 1-15.
Burla, H., and M. Greuter
1959. Einige Komponenten des Ausbreitungsvorgangs bei *Drosophila. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich* 104:236-245.
Burtt, E.
1951. The ability of adult grasshoppers to change colour on burnt ground. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London* 26:45-48.
Busvine, J. R.
1948. The "head" and "body" races of *Pediculus humanus* L. *Parasitology* 39:1-16.
Butler, L.
1947. The genetics of the colour phases of the red fox in the Mackenzie River locality. *Canad. J. Research* (D) 25:190-215.
Büttiker, W.
1948. Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Verbreitung einiger Stechmückenarten in der Schweiz. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 21:1-148.

Buzzati-Traverso, A.
1947. Genetica di popolazioni in *Drosophila*. VI. Analisi delle segregazioni di mutanti presenti in popolazioni naturali. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 4:41-64.
1950. Genetic structure of natural populations and interbreeding units in the human species. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 15:13-23.
1952. Heterosis in population genetics. In J. W. Gowen, ed., *Heterosis* (Iowa State College Press, Ames), 149-160.
1954. On the role of mutation rate in evolution. *Proc. 9th Intern. Congr. Genet.* 1:450-462.
Byers, C. F.
1940. A study of the dragonflies of the genus *Progomphus (Gomphoides). Proc. Florida Acad. Sci.* 4:19-86.
Bytinsky-Salz, H., and A. Günther
1930. Untersuchungen an Lepidopterenhybriden I. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 53:1-234.
Cailleux, A.
1954. How many species? *Evolution* 8:83-84.
Cain, A. J.
1951a. So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. *Nature* 168:424.
1951b. Non-adaptive or neutral characters in evolution. *Nature* 168:1049.
1953. Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. *Evolution* 7:76-83.
1954a. *Animal species and their evolution* (Hutchinson, London).
1954b. Subdivisions of the genus *Ptilinopus* (Aves, Columbae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.* 2:265-284.
1955. A revision of *Trichoglossus haematodus* and of the Australian platycercine parrots. *Ibis* 97:432-479.
Cain, A. J., and P. M. Sheppard
1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis. Heredity* 4:275-294.
1954. The theory of adaptive polymorphism. *Amer. Nat.* 88:321-326.
1957. Some breeding experiments with *Cepaea nemoralis* (L.). *J. Genet.* 55:195-199.
Calhoun, J. B.
1950. Population cycles and gene frequency fluctuations in foxes of the genus *Vulpes* in Canada. *Canad. J. Research* (D) 28:45-57.
Cameron, A. W.
1958. Mammals of the islands in the Gulf of St. Lawrence. *Nat. Mus. Canada, Bull.*, No. 154:1-165.
Camin, J. H., and P. R. Ehrlich
1958. Natural selection in water snakes *(Natrix sipedon* L.) on islands in Lake Erie. *Evolution* 12:504-511.
Camp, W. H., and C. L. Gilly
1943. The structure and origin of species. *Brittonia* 4:323-385.

Cannon, H. G.
1958. *The evolution of living things* (Manchester University Press, Manchester).
Cannon, W. B.
1932. *The wisdom of the body* (Norton, New York).
Cantrall, I. J.
1943. The ecology of the Orthoptera and Dermaptera of the George Reserve, Michigan. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.,* No. 54:1-182.
Carpenter, C. C.
1952. Comparative ecology of the common garter snake *(Thamnophis s. sirtalis),* the ribbon snake *(Thamnophis s. sauritus),* and Butler's garter snake *(Thamnophis butleri)* in mixed populations. *Ecol. Monographs* 22:235-258.
Carpenter, G. D. H.
1949. *Pseudacraea eurytus* (L.) (Lep. Nymphalidae): a study of a polymorphic mimic in various degrees of speciation. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 100:71-133.
Carson, H. L.
1953. The effects of inversions on crossing over in *Drosophila robusta. Genetics* 38:168-186.
1954. Interfertile sibling species in the *willistoni* group of *Drosophila. Evolution* 8:148-165.
1955a. The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:276-287.
1955b. Variation in genetic recombination in natural populations. *J. Cell. Comp. Physiol.* 45 (Suppl. 2):221-236.
1956. Marginal homozygosity for gene arrangement in *Drosophila robusta. Science* 123:630-631.
1958a. Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44:1136-1141.
1958b. Response to selection under different conditions of recombination in *Drosophila. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:291-306.
1958c. The population genetics of *Drosophila robusta Adv. Genet.* 9:1-40.
1959. Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:87-105.
Carter, T. D.
1943. The mammals of the Vernay-Hopwood Chindwin expedition, northern Burma. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 82:99-113.
Cartwright, W. B., and W. B. Noble
1947. Studies on biological races of the Hessian fly. *J. Agric. Research* 75:147-153.
Caspari, E.
1949. Physiological action of eye color mutants in the moths *Ephestia kühniella* and *Ptychopoda seriata. Quart. Rev. Biol.* 24:185-199.
1950. On the selective value of the alleles *Rt* and *rt* in *Ephestia kühniella. Amer. Nat.* 84:367-380.
1952. Pleiotropic gene action. *Evolution* 6:1-18.

1958. Genetic basis of behavior. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 103-127.
Caspari, E., and G. S. Watson
1959. On the evolutionary importance of cytoplasmic sterility in mosquitoes. *Evolution* 13:568-570.
Caullery, M. J. G. C.
1952. *Parasitism and symbiosis* (Macmillan, New York).
Cei, J. M.
1944. Analisi biogeografico e ricerche biologiche e sperimentali sul ciclo sessuale annuo delle Rane rosse d'Europa. *Monitore Zool. Ital.* 54(suppl.):1-117.
1949a. Factores genético-raciales que diferencian la regulación hormonal del ciclo sexual en *Leptodactylus ocellatus* (L.) de la Argentina. *Acta Zool. Lilloana* 7:113-134.
1949b. Sobre la biología sexual de un batracio de grande altura de la región andina *(Telmatobius schreiteri* Vellard). *Acta Zool. Lilloana* 7:467-488.
Chabaud, A. G.
1954. *L'Ornithodorus erraticus* (Lucas 1849) multiplicité des races. *Ann. Parasitol.* 29:89-130.
Chapin, J. P.
1932. The birds of the Belgian Congo, Part I. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 65:1-391.
1948. Variation and hybridization among the paradise flycatchers of Africa. *Evolution* 2:111-126.
Chapman, F. M.
1931. The upper zonal bird-life of Mts. Roraima and Duida. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 63:1-135.
Chetverikov, S. S.
1926. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *J. Exptl. Biol.* (Russian) A2:3-54. Eng. transl. (1961), *Proc. Amer. Phil. Soc.* 105:167-195.
Clark, E.
1959. Functional hermaphroditism and self-fertilization in a serranid fish. *Science* 129:215-216.
Clark, E., L. R. Aronson, and M. Gordon
1954. Mating behavior patterns in two sympatric species of xiphophorin fishes: their inheritance and significance in sexual isolation. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 103:135-226.
Clarke, C. A., and P. M. Sheppard
1955. A preliminary report on the genetics of the *machaon* group of swallowtail butterflies. *Evolution* 9:182-201.
1959. The genetics of some mimetic forms of *Papilio dardanus,* Brown, and *Papilio glaucus,* Linn. *J. Genet.* 56:236-260.
1960a. The evolution of dominance under disruptive selection. *Heredity* 14:73-87.

1960b. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. *Heredity* 14:163-173.
Clausen, J.
1951. *Stages in the evolution of plant species* (Cornell University Press, Ithaca).
Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey
1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy, with examples from the Madiinae. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 564:1-174.
1948. Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of Achillea. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 581:1-129.
Clausen, R. T.
1941. On the use of the terms "subspecies" and "variety." *Rhodora* 43:157-167.
Clay, T.
1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. *Evolution* 3:279-299.
Cockrum, E. L.
1952. A checklist and bibliography of hybrid birds in North America north of Mexico. *Wilson Bull.* 64:140-159.
Colbert, E. H.
1958. Tetrapod extinctions at the end of the Triassic period. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44:973-977.
Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (Long Island Biological Association, Cold Spring Harbor, New York):
1950. Volume 15. Origin and evolution of man.
1951. Volume 16. Genes and mutations.
1955. Volume 20. Population genetics: the nature and causes of genetic variability in populations.
1958. Volume 23. Exchange of genetic material: mechanisms and consequences.
1959. Volume 24. Genetics and twentieth century Darwinism.
Connell, J. H.
1959. An experimental analysis of interspecific competition in natural populations of intertidal barnacles. *Proc. XV Intern. Congr. Zool., London*, 290-293.
Cooch, F. G., and J. A. Beardmore
1959. Assortative mating and reciprocal difference in the blue-snow goose complex. *Nature* 183:1833-1844.
Cook, L. M.
1961a. The edge effect in population genetics. *Amer. Nat.* 95-295-307.
1961b. Food-plant specialization in the moth *Panaxia dominula* L. *Evolution* 15:478-485.
Coon, C. S., S. M. Garn, and J. B. Birdsell
1950. *Races* (Thomas, Springfield, Ill.).

Cooper, K. W.
1939. The nuclear cytology of the grass mite, *Pediculopsis graminum* (Reut.), with special reference to karyomerokinesis. *Chromosoma* 1:51-103.
1953. The ecology, predation and competition of *Ancistrocerus antilope* (Panzer). *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 79:13-35.
Cooper, R. P.
1961. Field notes on the nesting of the red-tipped pardalotes. *Emu* 61:1-6.
Cope, E. D.
1896. *The primary factors of organic evolution* (Open Court, Chicago).
Corbet, A. S.
1943. Taxonomy of the moths infesting stored food products. *Nature* 152:742-743.
Cordeiro, A. R.
1952. Experiments on the effects in heterozygous condition of second chromosomes from natural populations of *Drosophila willistoni*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 38:471-478.
Cory, Brother Lawrence, and J. J. Manion
1955. Ecology and hybridization in the genus *Bufo* in the Michigan-Indiana region. *Evolution* 9:42-51.
Cott, H. B.
1940. *Adaptive coloration in animals* (Methuen, London).
Craighead, F. C.
1921. Hopkins host-selection principle as related to certain cerambycid beetles. *J. Agric. Research* 22:189-220.
Crampton, H. E.
1916. Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Tahiti. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* No. 228:1-331.
1932. Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* No. 410:1-335.
Crane, J.
1944. On the color changes of fiddler crabs (genus *Uca*) in the field. *Zoologica* 39:161-168.
1948-1950. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. *Zoologica* 33-35. (A series of papers.)
1957. Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). *Zoologica* 42:69-82.
Creaser, E. P., and D. Travis
1950. Evidence of a homing instinct in the Bermuda spiny lobster. *Science* 112:169-170.
Creighton, W. S.
1950. The ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 104:1-585.
Crombie, A. C.
1946. Further experiments on insect competition. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 133:76-109.
1947. Interspecific competition. *J. Animal Ecol.* 16:44-73.

Crosby, J. L.
1949. Selection of an unfavourable gene-complex. *Evolution* 3:212-230.
Crow, J. F.
1948. Alternative hypotheses of hybrid vigor. *Genetics* 33:477-487.
1952. Dominance and overdominance. In J. W. Gowen, ed., *Heterosis* (Iowa State College Press, Ames), 282-297.
1954. Analysis of a DDT resistant strain of Drosophila. *J. Econ. Entomol.* 47:393-398.
1955. General theory of population genetics: synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:54-59.
1957. Genetics of insect resistance to chemicals. *Ann. Rev. Entomol.* 2:227-246.
1958. Some possibilities for measuring selection intensities in man. In J. N. Spuhler, ed., *Natural selection in man* (Wayne State University Press, Detroit), 1-13.
1960. Genetics of insecticide resistance: general considerations. *Misc. Publ. Entomol. Soc.* 2:69-74.
1961. Mechanisms and trends in human evolution. *Daedalus* (summer issue): 416-431.
Crow, J. F., and N. E. Morton
1960. The genetic load due to mother-child incompatibility. *Amer. Nat.* 94:413-419.
Crozier, W. J.
1921. "Homing" behaviour in chiton. *Amer. Nat.* 55:276-281.
Cuénot, L.
1936. *L'Espèce* (Doin, Paris).
1951. *L'Évolution biologique* (Masson, Paris).
Cumber, R. A.
1949. The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 100:1-45.
Curio, E.
1961. Zur geographischen Variation von Verhaltensweisen. *Vogelwelt* 82:33-48.
Curran, C. H.
1932. New North American diptera. *Amer. Mus. Novitates,* No. 526:3-8.
da Cunha, A. B.
1949. Genetic analysis of the polymorphism of color pattern in *Drosophila polymorpha. Evolution* 3:239-251.
1953. A further analysis of the polymorphism of *Drosophila polymorpha. Nature* 171-887.
1955. Chromosomal polymorphism in the diptera. *Adv. Genet.* 7:93-138.
da Cunha, A. B., H. Burla, and Th. Dobzhansky
1950. Adaptive chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni. Evolution* 4:212-235.
da Cunha, A. B., and Th. Dobzhansky
1954. A further study of chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni* in its relation to the environment. *Evolution* 8:119-134.

da Cunha, A. B., Th. Dobzhansky, O. Pavlovsky, and B. Spassky
1959. Genetics of natural populations. XXVIII. Supplementary data on the chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni* in its relation to the environment. *Evolution* 13:389-404.
da Cunha, A. B., A. M. El-Tabey Shehata, and W. de Oliveira
1957. A study of the diets and nutritional preferences of tropical species of Drosophila. *Ecology* 38:98-106.
Dahm, A. G.
1958. *Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae* (Nya Litografen, Malmö).
Dalquest, W. W., and V. B. Scheffer
1944. Distribution and variation in pocket gophers, *Thomomys talpoides,* in the state of Washington. *Amer. Nat.* 78:308-333.
d'Ancona, U.
1942. Variabilità, differenziamento di razze locali e di specie nel genere *Niphargus. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1:145-167.
d'Ancona, U., and L. V. d'Ancona
1949. Le dafnie di Nemi in un venticinquennio di osservazioni. *Ricerca Sci., Suppl.* 19:79-91.
Darewski, I. S., and W. N. Kulikowa
1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse *(Lacerta saxicola* Eversmann). *Zool. Jahrb. (Syst.)* 89:119-176.
Darlington, C. D.
1932. *Recent advances in cytology* (Blakiston, Philadelphia).
1939. *The evolution of genetic systems* (Cambridge University Press, Cambridge, England).
1940. Taxonomic species and genetic systems. In J. S. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 137-160.
1953. Polyploidy in animals. *Nature* 171:191-194.
Darlington, C. D., and K. Mather
1949. *The elements of genetics* (Allen and Unwin, London).
Darwin, C.
1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (John Murray, London).
1872. *The origin of species* (6th ed.; John Murray, London).
Darwin, F. (ed.)
1888. *The life and letters of Charles Darwin* (John Murray, London), vol. 3.
Dawson, R. W.
1931. The problem of voltinism and dormancy in the polyphemus moth *(Telea polyphemus* Cramer). *J. Exptl. Zool.* 59:87-131.
De Beer, G. R.
1951. *Embryos and ancestors* (2nd ed.; Clarendon Press, Oxford).
1960. Darwin's notebooks on transmutation of species. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Historical Ser.* 2:23-150.

1961. The origins of Darwin's ideas on evolution and natural selection. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 155:321-338.
Deevey, E. S., Jr.
1949. Biogeography of the Pleistocene. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 60:1315-1416.
Degerbøl, M.
1940. Mammalia. In Ad. S. Jensen, W. Lundbeck, Th. Mortensen, and R. Spärck, eds., *The zoology of the Faroes* (Høst, Copenhagen, 1935-1942), 1-132.
Dehnel, P. A.
1955. Rates of growth of gastropods as a function of latitude. *Physiol. Zool.* 28:115-144.
1956. Growth rates in latitudinally and vertically separated populations of *Mytilus californianus*. *Biol. Bull.* 110:43-53.
Delacour, J.
1949. The genus *Lophura* (Gallopheasants). *Ibis* 91:188-220.
Delacour, J., and C. Vaurie
1950. Les mésanges charbonnières (révision de l'espèce *Parus major*). *L'Oiseau* 20:91-121.
Delco, E. A., Jr.
1960. Sound discrimination by males of two cyprinid fishes. *Texas J. Sci.* 12:48-54.
De Lesse, H.
1960. Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères rhopalocères. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (Ser. 12) 2:1-223.
Demerec, M.
1954. What makes genes mutate? *Proc. Amer. Phil. Soc.* 98:318-322.
Demerec, M., and P. E. Hartman
1959. Complex loci in microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.* 13:337-405.
Dempster, E. R.
1949. Effects of linkage on parental-combination and recombination frequencies in F_2. *Genetics* 34:272-284.
1955. Maintenance of genetic heterogeneity. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:25-32.
Desneux, J.
1948. Les nidifications souterraines des *Apicotermes*, termites de l'Afrique tropicale. *Rev. Zool. Bot. Africaines* 41:1-54.
1952. Les constructions hypogées des *Apicotermes*, termites de l'Afrique tropicale. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Zool.* 17:1-98.
Dethier, V. G.
1947. *Chemical insect attractants and repellents* (Blakiston, Philadelphia).
1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8:33-54.
De Vries, H.
1901. Die Mutation und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. *Verh. Ges. Deut. Naturf. Ärzte* 73:202-212.
1906. *Species and varieties, their origin by mutation* (Lectures delivered at the University of California; 2nd ed.; Open Court, Chicago).

Dice, L. R.
1940. Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. *Amer. Nat.* 74:212-221.
1947. Effectiveness of selection by owls of deer-mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, No. 34:1-20.
1949. Variation of *Peromyscus maniculatus* in parts of western Washington and adjacent Oregon. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, No. 44:1-34.
Dice, L. R., and P. M. Blossom
1937. Studies of mammalian ecology in southwestern North America, with special attention to the colors of desert mammals. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 485:1-129.
Dice, L. R., and W. E. Howard
1951. Distance of dispersal by prairie deermice from birthplace to breeding sites. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, No. 50:1-15.
Dickerson, G. E.
1955. Genetic slippage in response to selection for multiple objectives. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:213-224.
Dickinson, J. C., Jr.
1952. Geographic variation in the red-eyed towhee of the eastern United States. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll* 107:274-352.
Dilger, W. C.
1956a. Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Auk* 73:313-353.
1956b. Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bull.* 68:171-199.
Diver, C.
1929. Fossil records of Mendelian mutants. *Nature* 124:183.
1939. Aspects of the study of variation in snails. *J. Conch.* 21:91-141.
1940. The problem of closely related species living in the same area. In J. S. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 303-328.
Dixon, K. L.
1954. Some ecological relations of chickadees and titmice in central California. *Condor* 56:113-124.
1955. An ecological analysis of the interbreeding of crested titmice in Texas. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 54:125-206.
1961. Habitat distribution and niche relationships in North American species of *Parus*. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 179-216.
Dobzhansky, Th.
1933. Geographical variation in lady-beetles. *Amer. Nat.* 67:97-126.
1937. *Genetics and the origin of species* (1st ed.; Columbia University Press, New York).
1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. *Amer. Nat.* 74:312-321.

1941. *Genetics and the origin of species* (2nd ed.; Columbia University Press, New York).
1943. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28:162-186.
1944. Chromosomal races in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 554:47-144.
1946. Genetics of natural populations. XIII. Recombination and variability in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 31:269-290.
1947a. Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila*. *Evolution* 1:1-16.
1947b. Effectiveness of intraspecific and interspecific matings in *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Amer. Nat.* 81:66-72.
1947c. Genetics of natural populations. XIV. A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection. *Genetics* 32:142-160.
1948. Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Genetics* 33:158-176.
1950. Mendelian populations and their evolution. *Amer. Nat.* 84:401-418.
1951. *Genetics and the origin of species* (3rd ed.; Columbia University Press, New York) (traducción española de F. Cordón: *Genética y el origen de las especies*. Rev. de Occ. Madrid, 1955).
1952. Genetics of natural populations. XX. Changes induced by drought in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution* 6:234-243.
1954. Evolution as a creative process. *Caryologia, Suppl.*, 435-449.
1955a. *Evolution, genetics, and man* (Wiley, New York).
1955b. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:1-15.
1956a. What is an adaptive trait? *Amer. Nat.* 90:337-347.
1956b. Genetics of natural populations. XXV. Genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* in some localities in California. *Evolution* 10:82-92.
1957a. Mendelian populations as genetic systems. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:385-393.
1957b. Genetics of natural populations. XXVI. Chromosomal variability in island and continental populations of *Drosophila willistoni* from Central America and the West Indies. *Evolution* 11:280-293.
1958. Genetics of natural populations. XXVII. The genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* in the American Southwest. *Evolution* 12:385-401.
1959a. Variation and evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:252-263.
1959b. Evolution of genes and genes in evolution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:15-30.
1960. Evolution and environment. In. S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 403-428.

1961. On the dynamics of chromosomal polymorphism in *Drosophila*. In J. S. Kennedy, ed., *Insect polymorphism* (Symp. Roy. Entomol. Soc. London, No. 1), 30-42.
1962. *Mankind evolving* (Yale University Press, New Haven and London).

Dobzhansky, Th., and G. Allen
1956. Does natural selection continue to operate in modern mankind? *Amer. Anthropol.* 58:591-603.

Dobzhansky, Th., H. Burla, and A. B. da Cunha
1950. A comparative study of chromosomal polymorphism in sibling species of the *willistoni* group of *Drosophila*. *Amer. Nat.* 84:229-246.

Dobzhansky, Th., and C. Epling
1944. Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 554:1-46.

Dobzhansky, Th., and A. M. Holz
1943. A re-examination of the problem of manifold effects of genes in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 28:295-303.

Dobzhansky, Th., and P. Ch. Koller
1938. An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. *Biol. Zentr.* 58:589-607.

Dobzhansky, Th., and H. Levene
1955. Genetics of natural populations. XXIV. Developmental homeostasis in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 40:797-808.

Dobzhansky, Th., and C. Pavan
1950. Local and seasonal variations in relative frequencies of species of *Drosophila* in Brazil. *J. Animal Ecol.* 19:1-14.

Dobzhansky, Th., and O. Pavlovsky
1953. Indeterminate outcome of certain experiments on *Drosophila* populations. *Evolution* 7:198-210.
1955. An extreme case of heterosis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 41:289-295.
1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11:311-319.
1960. How stable is balanced polymorphism? *Proc. Nat. Acad. Sci.* 46:41-47.
1961. A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 16:169-179.

Dobzhansky, Th., O. Pavlovsky, B. Spassky, and N. Spassky
1955. Genetics of natural populations. XXIII. Biological role of deleterious recessives in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 40:781-796.

Dobzhansky, Th., and B. Spassky
1947. Evolutionary changes in laboratory cultures of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 1:191-216.
1954a. Genetics of natural populations. XXII. A comparison of the concealed variability in *Drosophila prosaltans* with that in other species: *Genetics* 39:472-487.

1954b. Environmental modification of heterosis in *Drosophila pseudoobscura. Proc. Nat. Acad. Sci.* 40:407-415.
1959. *Drosophila paulistorum,* a cluster of species in statu nascendi. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 45:419-428.
1960. Release of genetic variability through recombination. V. Break-up of synthetic lethals by crossing over in *Drosophila pseudoobscura. Zool. Jahrb. (Syst.)* 88:57-66.
1962. Genetic drift and natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura. Proc. Nat. Acad. Sci.* 48:148-156.

Dobzhansky, Th., and B. Wallace
1953. The genetics of homeostasis in Drosophila. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 39:162-171.

Döderlein, L.
1902. Über die Beziehungen nahe verwandter "Tierformen" zu einander. *Z. Morphol. Anthropol.* 4:394-442.

Dohrn, A.
1875. *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels* (Engelmann, Leipzig).

Dorst, J.
1960. Considérations sur les Passereaux de la famille des Vangidés. *Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki, 1958,* 173-177.

Dottrens, E.
1953. Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee (Genre Coregonus, Salmonid.) *Rev. Suisse Zool.* 60:452-461.
1959. Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. *Rev. Suisse Zool.* 66:1-66.

Dottrens, E., and A. Quartier
1949. Les Corégones du lac de Neuchâtel. *Rev. Suisse Zool.* 56:689-730.

Dougherty, E. C.
1955. The origin of sexuality. *Systematic Zool.* 4:145-169.

Doutt, J. K.
1942. A review of the genus *Phoca. Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh* 29:61-125.
1955. Terminology of microgeographic races in mammals. *Systematic Zool.* 4:179-185.

Dowdeswell, W. H.
1956. Isolation and adaptation in populations of the Lepidoptera. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 145:322-329.
1961. Experimental studies on natural selection in the butterfly, *Maniola jurtina. Heredity* 16:39-52.

Dowdeswell, W. H., R. A. Fisher, and E. B. Ford
1949. The quantitative study of populations in the Lepidoptera. II. *Maniola jurtina* L. *Heredity* 3:67-84.

Dowdeswell, W. H., E. B. Ford, and K. G. McWhirter
1957. Further studies on isolation in the butterfly *Maniola jurtina* L. *Heredity* 11:51-65.

Drees, O.
1952. Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). *Z. Tierpsychol.* 9:169-207.

Dreyfus, A., and M. E. Breuer
1944. Chromosomes and sex determination in the parasitic hymenopteron *Telenomus fariai* (Lima). *Genetics* 29:75-82.

Drummond, F. H.
1951. The *Culex pipiens* complex in Australia. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 102:369-371.

Drury, W. H., Jr., and R. C. Rollins
1952. The North American representatives of Smelowskia (Cruciferae). *Rhodora* 54:85-119.

Dubinin, N. P.
1948. Experimental investigation of the integration of hereditary systems in the processes of evolution of populations. *Zhurn. Obshch. Biol.* 9:203-244.

Dubinin, N. P., M. A. Heptner, S. IA. Bessmertnaia, S. IU. Goldat, K. A. Panina, E. Pogossian, S. V. Saprykina, B. N. Sidorov, L. W. Ferry, and M. G. TSubina.
1934. Experimental study of the ecogenotypes of *Drosophila melanogaster. Biol. Zhurn.* 3:166-216.

Dubinin, N. P., and G. G. Tiniakov.
1945. Seasonal cycles and the concentration of inversions in populations of *Drosophila funebris. Amer. Nat.* 79:570-572.

Dufour, L.
1844. Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sci. Nat.* 1:244-264.

Dumas, P. C.
1956. The ecological relations of sympatry in *Plethodon dunni* and *Plethodon vehiculum. Ecology* 37:484-495.

Dunbar, R. W.
1959. The salivary gland chromosomes of seven forms of black flies included in *Eusimulium aureum* Fries. *Canad. J. Zool.* 37:495-525.

Dunn, E. R.
1940. The races of *Ambystoma tigrinum. Copeia,* No. 3:154-162.
1942. Survival value of varietal characters in snakes. *Amer. Nat.* 76:104:109.

Dunn, L. C.
1944. The possible genetic basis of the ringed and striped patterns [in Western king snakes]. *Amer. Midl. Nat.* 31:91-95.
1956. Analysis of a complex gene in the house mouse. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 21:187-195.
1959. *Heredity and evolution in human populations* (Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts).

Dunn, L. C., and Th. Dobzhansky
1946. *Heredity, race and society* (Penguin Books, New York).

DuRietz, G. E.
1930. The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskrift* 24:333-428.

Durrant, S. D.
1952. Mammals of Utah. Taxonomy and distribution. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.* 6:1-549.
Durrant, S. D., and R. M. Hansen
1954. Distribution patterns and phylogeny of some western ground squirrels. *Systematic Zool.* 3:82-85.
DuShane, G. P., and C. Hutchinson
1944. Differences in size and developmental rate between eastern and midwestern embryos of *Ambystoma maculatum*. *Ecology* 25:414-423.
East, E. M.
1935. Genetic reactions in Nicotiana. III. Dominance. *Genetics* 20:443-451.
Edelstam, C., and C. Palmer
1950. Homing behaviour in gastropodes. *Oikos* 2:259-270.
Edgren, R. A.
1953. Copulatory adjustment in snakes and its evolutionary implications. *Copeia*, No. 3:162-164.
Ehrendorfer, F.
1953. Ökologisch-geographische Mikro-Differenzierung einer Population von *Galium pumilum* Murr. s. str. *Österreich. Botan. Z.* 100:616-638.
Ehrman, L.
1960a. The genetics of hybrid sterility in *Drosophila paulistorum*. *Evolution* 14:212-223.
1960b. A genetic constitution frustrating the sexual drive in *Drosophila paulistorum*. *Science* 131:1381-1382.
Eichhorn, O.
1958. Morphologische und papierchromatographische Untersuchungen zur Artentrennung in der Gattung *Dreyfusia C. B. (Adelgidae)*. *Z. angew. Entomol.* 42:278-283.
Eisley, L.
1958. *Darwin's century: evolution and the men who discovered it* (Doubleday, New York).
1959. Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:94-158.
Eisentraut, M.
1949. Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 26:1-228.
Ekman, S.
1953. *Zoogeography of the sea* (Sedgwick and Jackson, London).
Eller, K.
1939. Versuch einer historischen und geographischen Analyse zur Rassen- und Artbildung. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 77:135-171.
Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott
1951. *Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946* (British Museum [Nat. Hist.], London).
Elton, C. S.
1930. *Animal ecology and evolution* (Clarendon Press, Oxford).

1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. Animal Ecol.* 15:54-68.
1958. *The ecology of invasions by animals and plants* (Methuen, London).
Emerson, A. E.
1935. Termitophile distribution and quantitative characters as indicators of physiological speciation in British Guiana termites. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 28:369-395.
1949. Ecology and isolation. In. W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt, *Principles of animal ecology* (Saunders, Philadelphia), 605-630.
1956. Ethospecies, ethotypes, taxonomy, and evolution of *Apicotermes* and *Allognathotermes* (Isoptera, Termitidae). *Amer. Mus. Novitates*, No. 1771:1-31.
Emlen, J. T., Jr.
1957. Display and mate selection in the whydahs and bishop birds. *Ostrich* 28:202-213.
Emlen, J. T., Jr., and G. B. Schaller
1960. Distribution and status of the mountain gorilla. *Zoologica* 45:41-52.
Epling, C.
1944. Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. III. The historical background. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 554:145-183.
1947a. Natural hybridization of *Salvia apiana* and *S. mellifera*. *Evolution* 1:69-78.
1947b. The genetic aspects of natural populations. Actual and potential gene flow in natural populations. *Amer. Nat.* 81:104-113.
Epling, C., and Th. Dobzhansky
1942. Microgeographic races in *Linanthus parryae*. *Genetics* 27:317-332.
Epling, C., H. Lewis, and F. M. Ball
1960. The breeding group and seed storage: a study in population dynamics. *Evolution* 14:238-255.
Epling, C., and W. R. Lower
1957. Changes in an inversion system during a hundred generations. *Evolution* 11:248-256.
Epling, C., D. F. Mitchell, and R. H. T. Mattoni
1953. On the role of inversions in wild populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 7:342-365.
1957. The relation of an inversion system to recombination in wild populations. *Evolution* 11:225-247.
Ergene, S.
1952. Farbanpassung entsprechend der jeweiligen Substratfärbung bei *Acrida turrita*. *Z. vergl. Physiol.* 34:69-74.
1955. Über die Bevorzugung eines homochromen Milieus bei Heuschrecken und Gottesanbeterin. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 83:185-322.
1957. Homochromie und Dressierbarkeit nach Versuchen mit *Oedipoda coerulescens*-Imagines. *Zool. Anz.* 158:38-44.

Ericson, D.
1959. Coiling direction of *Globigerina pachyderma* as a climatic index. *Science* 130:219-220.
Ernst, F.
1952. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.) *Rev. Suisse Zool.* 59:399-476.
Esper, E. J. C.
1781. *De varietatibus specierum in naturae productis.* Sect. 1, 2. (Erlangen).
Etchécopar, R. D., and F. Hüe
1957. Données écologiques sur l'avifaune de la zone désertique arabosaharienne. Écologie humaine et animale. *Unesco Publ.* (1956), 141-163.
Etkin, W.
1954. Social behavior and the evolution of man's mental faculties. *Amer. Nat.* 88:129-142.
Evans, R. G.
1953. Studies on the biology of British limpets of the genus *Patella* on the south coast of England. *Proc. Zool. Soc. London* 123:357-375.
Faber, A.
1929. *Chorthippus longicornis* Latr. (= *parallelus* Zett.) *und Chorthippus montanus* Charp. (bisher nach Finot als *longicornis* Latr. bezeichnet). *Zool. Anz.* 81:1-24.
1953. *Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler)* (Mitt. Mus. Naturkunde, Stuttgart).
Fabergé, A. C.
1943. The concept of polygenes. *Nature* 151:643.
Fabricius, E.
1950. Heterogeneous stimulus summation in the release of spawning activities in fish. *Inst. Fresh-water Research, Drottningholm,* Report No. 31:57-99.
Faegri, K.
1937. Some fundamental problems of taxonomy and phylogenetics. *Bot. Rev.* 3:400-423.
Fage, L., and P. Drach (eds.)
1958. Biologie comparée des espèces marines. *Intern. Union Biol. Sci.* (Ser. B), No. 24:1-327.
Falconer, D. S.
1960. *Introduction to quantitative genetics* (Oliver and Boyd, Edinburgh and London).
Falla, R. A.
1946. An undescribed form of the black petrel. *Rec. Canterbury (N.Z.) Mus.* 5:111-113.
Faure, J. C.
1932. The phases of locusts in South Africa. *Bull. Entomol. Res.* 23:293-405.
Fischer, A. G.
1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.
Fischer, E.
1913. *Die Rehobother Bastards* (Gustav Fischer, Jena.)

Fisher, J.
1953. The collared turtle dove in Europe. *British Birds* 46:153-181.
Fisher, J., and R. A. Hinde
1948. The opening of milk bottles by birds. *British Birds* 42:347-357.
Fisher, R. A.
1922. On the dominance ratio. *Proc. Roy. Soc., Edinburgh* 42:321-341.
1923. Darwinian evolution by mutations. In *Eugenics, genetics and the family* (Sci. Papers 2nd Intern. Congr. Eugenics, New York, 1921; Williams and Wilkins, Baltimore) 1:115-119.
1930. *The genetical theory of natural selection* (Clarendon Press, Oxford).
1939. Selective forces in wild populations of *Paratettix texanus. Ann. Eugenics* 9:109-122.
1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugenics* 11:53-63.
1950. Gene frequencies in a cline determined by selection. *Biometrics* 6:353-361.
1954. Retrospect of the criticisms of the theory of natural selection. In J. S. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 84-98.
Fitch, H. S.
1940. A biographical study of the *ordinoides* artenkreis of garter snakes (genus *Thamnophis*). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 44:1-150.
1947. Predation by owls in the Sierran foothills of California. *Condor* 49:137-151.
Fleming, C. A.
1957. The genus *Pecten* in New Zealand. *New Zealand Geol. Survey, Paleontol. Bull.* 26:1-69.
Forbes, G. S., and H. E. Crampton
1942. The differentiation of geographical groups in *Lymnaea palustris. Biol. Bull.* 82:26-46.
Ford, C. E., J. L. Hamerton, and G. B. Sharman
1957. Chromosome polymorphism in the common shrew. *Nature* 180:392-393.
Ford, E. B.
1937. Problems of heredity in the Lepidoptera. *Biol. Rev.* 12:461-503.
1940. Polymorphism and taxonomy. In J. S. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 493-513.
1945. Polymorphism. *Biol. Rev.* 20:73-88.
1946. *Butterflies* (New Naturalist Series; Collins, London).
1949. Early stages in allopatric speciation. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 309-314.
1953. The genetics of polymorphism in the Lepidoptera. *Adv. Genet.* 5:43-87.
1955. Rapid evolution and the conditions which make it possible. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:230-238.

1957. The study of evolution by observation and experiment. *Proc. Roy. Inst. Great Britain* 36:1-9.
Ford, H. D., and E. B. Ford
1930. Fluctuation in numbers and its influence on variation. *Trans. Entomol. Soc. London* 78:345-351.
Forsman, B.
1949. Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* Leach. *Zool. Bidrag Uppsala* 27:449-463.
Fox, W.
1948a. The relationships of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Copeia*, No. 2:113-120.
1948b. Effect of temperature on development of scutellation in the garter snake, *Thamnophis elegans atratus*. *Copeia*, No. 4:252-262.
1948c. Variation in the deer-mouse (*Peromyscus maniculatus*) along the lower Columbia River. *Amer. Midl. Nat.* 40:420-452.
1951. Relationships among the garter snakes of the *Thamnophis elegans* Rassenkreis. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 50:485-530.
Fox, W., C. Gordon, and M. H. Fox
1961. Morphological effects of low temperatures during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Zoologica* 46:57-71.
Frank, F.
1956. Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Teil II: Laboratoriumsergebnisse. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 84:32-74.
Frank, P. W.
1952. A laboratory study of intraspecies and interspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O. F. Müller. *Physiol. Zool.* 25:178-204.
1957. Coactions in laboratory populations of two species of *Daphnia*. *Ecology* 38:510-519.
Freeman, T. N., M. R. MacKay, I. M. Campbell, C. E. Cox, S. G. Smith, and G. S. Walley
1953. Studies on the spruce and jack-pine budworms. *Canad. Entomol.* 85:121-152.
Frizzi, G.
1952. Nuovi contributi e prospettive di recerca nel gruppo *Anopheles maculipennis* in base allo studio del dimorfismo cromosomico (ordinamento ad X invertito e tipico) nel *messeal*. *Symp. Genet.* 3:231-265.
Fryer, G.
1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods. *J. Animal Ecol.* 26:263-286.
1959. The ecology and evolution of a group of rock-frequenting Nyasan cichlid fishes as the "Mbuna". *Proc. Zool. Soc. London* 132:237-281.
1960a. Evolution of fishes in Lake Nyasa. *Evolution* 14:396-400.
1960b. Some controversial aspects of speciation of African cichlid fishes. *Proc. Zool. Soc. London* 135:569-578.

Fulton, B. B.
1925. Physiological variation in the snowy tree-cricket, *Oecanthus niveus* DeGeer. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 18:363-383.
1931. A study of the genus *Nemobius* (Orthoptera: Gryllidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 24:205-237.
1933. Inheritance of song in hybrids of two subspecies of *Nemobius fasciatus* (Orthoptera). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 26:368-376.
1937. Experimental crossing of subspecies in *Nemobius* (Orthoptera: Gryllidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 30:201-207.
1952. Speciation in the field cricket. *Evolution* 6:283-295.
Gabriel, M. L.
1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exptl. Zool.* 95:105-143.
Gabritschevsky, E.
1924. Farbenpolymorphismus und Vererbung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer "hummelähnlicher" Zweiflügler. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 32:321-353.
Galbraith, I. C. J.
1956. Variation, relationships and evolution in the *Pachycephala pectoralis* superspecies (Aves, Muscicapidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.* 4:133-222.
Galliker, P.
1958. Morphologie und Systematik der präimaginalen Stadien der schweizerischen Solenobia-Arten (Lep. Psychidae). *Rev. Suisse Zool.* 65:95-183.
Gause, G. F.
1934. *The struggle for existence* (Williams and Wilkins, Baltimore).
1947. Problems of evolution. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.* 37:17-68.
Gause, G. F., N. P. Smaragdova, and W. W. Alpatov
1942. Geographic variation in *Paramecium* and the role of stabilizing selection in the origin of geographic differences. *Amer. Nat.* 76:63-74.
Gavin, A.
1947. Birds of Perry River district, Northwest territories. *Wilson Bull.* 59:195-203.
Gentilli, J.
1949. Foundations of Australian bird geography. *Emu* 49:85-129.
Gerhardt, U.
1939. Neue biologische Untersuchungen an Limaciden. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 35:183-202.
Gering, R. L.
1953. Structure and function of the genitalia in some American agelenid spiders. *Smithsonian Misc. Coll.* 121:1-84.
Gerould, J. H.
1946. Hybridization and female albinism in *Colias philodice* and *C. eurytheme*. A New Hampshire survey in 1943 with subsequent data. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 39:383-396.

Gershenson, S.
1945. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster *(Cricetus cricetus* L.) I and II. *Genetics* 30:207-251.
1946. The role of natural selection in the distribution and dynamics of melanism in the hamster. *J. Gen. Biol., Moscow* 7:97-130. (English summary.)
Ghilarov, M. S.
1945. Influence of the character of dispersal on the ontogenesis of insects. *J. Gen. Biol., Moscow* 6:36.
Gibb, J.
1954. Feeding ecology of tits, with notes on tree-creeper and goldcrest. *Ibis* 96:513-543.
Gilbert, O., T. B. Reynoldson, and J. Hobart
1952. Gause's hypothesis: an examination. *J. Animal Ecol.* 21:310-312.
Gilliard, E. T.
1959. The ecology of hybridization in New Guinea honeyeaters (Aves). *Amer. Mus. Novitates,* No. 1937:1-26.
Gilmour, J. S. L., and J. W. Gregor
1939. Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144:333-334.
Gilmour, J. S. L., and J. Heslop-Harrison
1954. The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27:147-161.
Ginsburg, I.
1938. Arithmetical definition of the species, subspecies and race concept, with a proposal for a modified nomenclature. *Zoologica* 23:253-286.
Gisin, H.
1947. Le groupe *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Mitt Schweiz. Entomol. Ges.* 20:541-550.
Gislén, T.
1948. Aerial plankton and its conditions of life. *Biol. Rev.* 23:109-126.
Glaessner, M. F.
1957. Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). *Evolution* 11:178-184.
Glass, B.
1956. On the evidence of random genetic drift in human populations. *Amer. J. Phys. Anthropol.* (n.s.) 14:541-556.
1957a. A summary of the symposium on the chemical basis of heredity. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *Symposium on the chemical basis of heredity* (Johns Hopkins Press, Baltimore), 757-834.
1957b. In pursuit of a gene. *Science* 126:683-689.
Glass, B., M. S. Sacks, E. F. Jahn, and C. Hess
1952. Genetic drift in a religious isolate: an analysis of the causes of variation in blood group and other gene frequencies in a small population. *Amer. Nat.* 86:145-160.
Glendenning, R.
1929. Further additions to the list of aphids of British Columbia. *Proc. Entomol. Soc. British Columbia* 26:54-57.

Gloger, C. L.
1833. *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas* (Breslau).
Goethe, F.
1955. Vergleichende Beobachtungen zum Verhalten der Silbermöwe *(Larus argentatus)* und der Heringsmöwe *(Larus fuscus). Acta XI Intern. Ornithol. Congr., Basel, 1954,* 577-582.
Goetze, G., and H. Schmidt
1942. Ein neues Duftorgan der männlichen Honigbiene und seine Bedeutung für die Systematik der Bienenrassen *(Apis mellifica). Zool. Jahrb. (Syst.)* 75:337-348.
Goin, C. J.
1947. Studies on the life history of *Eleutherodactylus ricordii planirostris* (Cope) in Florida. *Univ. Florida Studies, Biol. Sci. Ser.* 4:1-66.
1950. Color pattern inheritance in some frogs of the genus *Eleutherodactylus. Bull. Chicago Acad. Sci.* 9:1-15.
Goldschmidt, E.
1952. Fluctuation in chromosome number in *Artemia salina. J. Morphol.* 91:111-134.
1953a. Multiple sex-chromosome mechanisms and polyploidy in animals. *J. Genet.* 51:434-440.
1953b. Chromosome numbers and sex mechanism in euphyllopods. *Experientia* 9:65-66.
1956. Chromosomal polymorphism in a population of *Drosophila subobscura* from Israel. *J. Genet.* 54:474-496.
Goldschmidt, R. B.
1934. *Lymantria. Bibliotheca Genet.* 11:1-189.
1940. *The material basis of evolution* (Yale University Press, New Haven).
1945. Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism. *Quart. Rev. Biol.* 20:147-164, 205-230.
1947. A note on industrial melanism in relation to some recent work with *Drosophila. Amer. Nat.* 81:474-476.
1948a. Ecotype, ecospecies and macroevolution. *Experientia* 4:465-472.
1948b. Glow worms and evolution. *Rev. Sci., Paris* 86:607-612.
1952a. Evolution as viewed by one geneticist. *Amer. Sci.* 40:84-98.
1952b. Homeotic mutants and evolution. *Acta Biotheoretica* 10:87-104.
1953. Pricking a bubble. (A critical review of N. P. Dubinin's 1948 paper on experimental investigation of the integration of hereditary systems in the process of evolution of populations.) *Evolution* 12:264-269.
1955. *Theoretical genetics* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles).
Gontcharoff, M.
1951. Biologie de la régénération et de la reproduction chez quelques *Lineidae* de France. *Ann. Sci. Nat., Zool.* (Ser. 11) 13:149-235.
Goodman, M.
1962. Evolution of the immunologic species specificity of human serum proteins. *Human Biol.* 34:104-150.

Goodnight, C. J., and M. L. Goodnight
1953. The Opilionid fauna of Chiapas, Mexico, and adjacent areas (Arachnoidea, Opiliones). *Amer. Mus. Novitates,* No. 1610:1-81.
Gordon, H., and M. Gordon
1950. Colour patterns and gene frequencies in natural populations of a platyfish. *Heredity* 4:61-73.
1957. Maintenance of polymorphism by potentially injurious genes in eight natural populations of the platyfish, *Xiphophorus maculatus. J. Genet.* 55:1-44.
Gordon, M.
1937. The production of spontaneous melanotic neoplasm in fishes by selective matings. *Amer. J. Cancer* 30:362-375.
1947. Speciation in fishes. Distribution in time and space of seven dominant multiple alleles in *Platypoecilus maculatus. Adv. Genet.* 1:95-132.
Gordon, M., and D. E. Rosen
1951. Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of Xiphophorin fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 95:413-464.
Gosline, W. A.
1948. Speciation in the fishes of the genus *Menidia. Evolution* 2:306-313.
Gösswald, K.
1941. Rassenstudien an der roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. *Z. angew. Entomol.* 28:62-124.
Götz, B.
1951. Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren. *Experientia* 7:406-418.
Götz, W.
1959. Rassenbiometrische Studien an Insekten. *Arch. Julius Klaus-Stiftung* 34:246-252.
Gowen, J. W. (ed.)
1952. *Heterosis, a record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* (Iowa State College Press, Ames).
Grant, V.
1952a. Genetic and taxonomic studies in *Gilia.* III. The *Gilia tricolor* complex. *El Aliso* 2:275-288.
1952b. Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens. El Aliso* 2:341-360.
1957. The plant species in theory and practice. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 39-80.
1958. The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:337-363.
Gray, A. P.
1958. *Bird hybrids; a check list with bibliography* (Commonwealth Agricultural Bureau, Bucks, England).

Green, M. M.
1959. The discrimination of wild-type isoalleles at the white locus of *Drosophila melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sci.* 45:549-553.
Greenway, J. C., Jr.
1958. *Extinct and vanishing birds of the world* (American Committee for International Wild Life Protection, Special Publ. No. 13).
Greenwood, P. H.
1951. Evolution of the African cichlid fishes; the *Haplochromis* species-flock in Lake Victoria. *Nature* 167:19-20.
Gregor, J. W.
1946. Ecotypic differentiation. *New Phytol.* 45:254-270.
1947. Presidential address: some reflections on intra-specific ecological variation and its classification. *Trans. Proc. Botan. Soc. Edinburgh* 34:377-391.
Gregor, J. W., and J. M. S. Lang
1950. Intra-colonial variation in plant size and habit in sea plantains. *New Phytol.* 49:135-141.
Gregor, J. W., and P. J. Watson
1954. Some observations and reflexions concerning the patterns of intra-specific differentiation. *New Phytol.* 53:291-300.
Grinnell, J.
1914a. An account of the mammals and birds of the lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 12:51-294.
1914b. Barriers to distribution as regards birds and mammals. *Amer. Nat.* 48:248-254.
1925. Risks incurred in the introduction of alien game birds. *Science* 61:621-623.
1926. Geography and evolution in the pocket gopher. *Univ. Calif. Chronicle* 30:429-450.
Grosch, D. S.
1947. The importance of antennae in mating reaction of male Habrobracon. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 40:23-29.
Grüneberg, H.
1952. *The genetics of the mouse* (Martinus Nijhoff, The Hague).
1954. Variation within inbred strains of mice. *Nature* 173:674-676.
Gulick, J. T.
1873. On diversity of evolution under one set of external conditions. *Linn. Soc. J., Zool., London* 11:496-505.
1887. Divergent evolution through cumulative segregation. *Linn. Soc. J., Zool.* 20:189-274.
1905. Evolution, racial and habitudinal. *Carnegie Inst. Wash. Publ.,* No. 25:1-265.
Gustafsson, A.
1953. The cooperation of genotypes in barley. *Hereditas* 39:1-18.
1954. Mutations, viability, and population structure. *Acta Agr. Scandinavica* 4:601-632.

Haartman, L. von
1949. Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. *Acta Zool. Fenn.* 56:1-104.
Hadorn, E.
1951. Chromatographische Trennung und Messung fluoreszierender Stoffe bei Augenfarb-Mutanten von *Drosophila melanogaster. Arch. Julius Klaus-Stiftung* 26:470-475.
1956. Patterns of biochemical and developmental pleiotropy. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 21:363-373.
Haecker, V.
1925. *Pluripotenzerscheinungen. Synthetische Beiträge zur Vererbungs- und Abstammungslehre* (Gustav Fischer, Jena).
Hagedoorn, A. L., and A. C. Hagedoorn
1917. Rats and evolution. *Amer. Nat.* 51:385-418.
1921. *The relative value of the processes causing evolution* (Martinus Nijhoff, The Hague).
Hairston, N. G.
1958. Observations on the ecology of *Paramecium*, with comments on the species problem. *Evolution* 12:440-450.
Hairston, N. G., and C. H. Pope
1948. Geographic variation and speciation in Appalachian salamanders (*Plethodon jordani* group). *Evolution* 2:266-278.
Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin
1960. Community structure, population control, and competition. *Amer. Nat.* 94:421-425.
Haldane, J. B. S.
1932. *The causes of evolution* (Harper, London and New York).
1937. The effect of variation on fitness. *Amer. Nat.* 71:337-349.
1948. The theory of a cline. *J. Genet.* 48:277-284.
1949a. Human evolution: past and future. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 405-418.
1949b. Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution. *Evolution* 3:51-56.
1949c. Disease and evolution. *Ricerca Sci., Suppl.,* 19:68-76.
1953. Animal populations and their regulation. *New Biol.,* No. 15:9-24.
1954a. The statics of evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 109-121.
1954b. The measurement of natural selection. *Caryologia, Suppl.* 6:480-487.
1956. The relation between density regulation and natural selection. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 145:306-308.
1957. The cost of natural selection. *J. Genet.* 55:511-524.
Hall, E. R.
1943. Intergradation versus hybridization in ground squirrels of the western United States. *Amer. Midl. Nat.* 29:375-378.
1951. American weasels. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.* 4:1-466.

Hamann, O.
1892. *Entwicklungslehre und Darwinismus. Eine kritische Darstellung der modernen Entwicklungslehre und ihrer Erklärungsversuche mit besonderer Berücksichtigung der Stellung des Menschen in der Natur* (Hermann Costenoble, Jena).
Hamilton, T. H.
1959. Adaptive variation in the genus *Vireo. Wilson Bull.* 70:307-346.
1961. The adaptive significances of intraspecific trends of variation in wing length and body size among bird species. *Evolution* 15:180-195.
1962. Species relationships and adaptations for sympatry in the avian genus *Vireo. Condor* 64:40-68.
Hardin, G.
1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1291-1297.
Harding, J. P.
1950. [Cytology, genetics and classification.] *Nature* 166:769-771.
Harding, J. P., and N. Tebble
1962. Speciation in the sea. *Nature* 193:24-26.
Harland, S. C.
1936. The genetical conception of the species. *Biol. Rev.* 11:83-112.
Harland, S. C., and O. M. Atteck
1933. Breeding experiments with biological races of *Trichogramma minutum* in the West Indies. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 64:54-76.
Harris, V. T.
1952. An experimental study of habitat selection by prairie and forest races of the deermouse, *Peromyscus maniculatus. Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 56:1-53.
Harrison, G. A.
1958. The adaptability of mice to high environmental temperatures. *J. Exptl. Biol.* 35:892-901.
1959. Environmental determination of the phenotype. In A. J. Cain, ed., *Function and taxonomic importance* (Systematics Assoc. Publ. No. 3), 81-86.
Hart, J. S.
1952. Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish. *Univ. Toronto Biol. Ser.,* No. 60:1-79.
Hartman, P. E.
1956. Linked loci in the control of histidine synthesis in *Salmonella typhimurium. Carnegie Inst. Wash. Publ.,* No. 612:35-62.
Hartmann, M.
1953. Die Rassenaufspaltung der Balearischen Inseleidechsen. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 64:1-96.
Hasebroek, K.
1934. Industrie und Grosstadt als Ursache des neuzeitlichen vererblichen Melanismus der Schmetterlinge in England und Deutschland. *Zool. Jahrb. (Physiol.)* 53:411-460.

Haskell, G.
1954. Correlated responses to polygenic selection in animals and plants. *Amer. Nat.* 88:5-20.
Haskins, C. P., E. F. Haskins, and R. E. Hewitt
1960. Pseudogamy as an evolutionary factor in the poeciliid fish *Mollienisia formosa. Evolution* 14:473-483.
Haskins, C. P., E. F. Haskins, J. J. A. McLaughlin, and R. E. Hewitt
1961. Polymorphism and population structure in *Lebistes reticulatus*, an ecological study. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 320-395.
Hauenschild, A., and C. Hauenschild
1951. Untersuchungen über die stoffliche Koordination der Paarung des Polychäten *Grubea clavata. Zool. Jahrb. (Physiol.)* 62:429-440.
Hayne, D. W.
1950. Reliability of laboratory-bred stocks as samples of wild populations, as shown in a study of the variation of *Peromyscus polionotus* in parts of Florida and Alabama. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 46:1-56.
Heberer, G.
1954-1959. ed., *Die Evolution der Organismen* (Gustav Fischer, Stuttgart).
1957. Theorie der additiven Typogenese. In G. Heberer, ed., *Die Evolution der Organismen* (Gustav Fischer, Stuttgart), 857-914.
Hecht, M. K.
1952. Natural selection in the lizard genus *Aristelliger. Evolution* 6:112-124.
Hecht, M. K., and D. Marien
1956. The coral snake mimic problem: a reinterpretation. *J. Morphol.* 98:335-364.
Hecht, M. K., and B. M. Matalas
1946. A review of the middle North American toads of the genus *Microhyla. Amer. Mus. Novitates,* No. 1315:1-21.
Heed, W. B., and N. B. Krishnamurthy
1959. Genetic studies on the Cardini group of Drosophila in the West Indies. *Biol. Contrib., Univ. Texas,* No. 5914:155-179.
Heim de Balsac, H.
1936. Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bull. Biol. France, Suppl.* 21:1-447.
Heiser, C. B.
1949. Natural hybridization with particular reference to introgression. *Bot. Rev.* 15:645-687.
Hellmich, W. C.
1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5:359-369.
Hemmingsen, A. M.
1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces,

and its evolution. *Repts. Steno Memorial Hospital, Nordisk Insulinlab., Denmark* 9:1-110.
Henbest, L. G. (ed.)
1952. Distribution of evolutionary explosions in geologic time. A symposium. *J. Paleontol.* 26:298-394.
Hendrickson, J. R.
1954. Ecology and systematics of salamanders of the genus *Batrachoseps. Univ. Calif. Publ. Zool.* 54:1-46.
Hennig, W.
1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (Deutscher Zentralverlag, Berlin).
Herter, K.
1934. Studien zur Verbreitung der europäischen Igel. *Arch. Naturg.* (N.F.) 3:313-382.
Hertwig, P.
1936. Artbastarde bei Tieren. In E. Baur and M. Hartmann, eds., *Handbuch der Vererbungswiss.* 2 (B):1-140.
Heslop-Harrison, J. W.
1927. Experiments on the egg-laying instincts of the sawfly, *Pontania salicis* Christ., and their bearing on the inheritance of acquired characters; with some remarks on a new principle in evolution. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 101:115-126.
Heslop-Harrison, J.
1954. Botany. Genecology and orthodox taxonomy: some theoretical aspects. *Sci. Progress,* No. 167:484-494.
1958. Ecological variation and ethological isolation. *Uppsala Univ. Arsskrift* 6:150-158.
Hesse, R., W. C. Allee, and K. P. Schmidt
1951. *Ecological animal geography* (2nd ed.; Wiley, New York).
Heuts, M. J.
1947. The phenotypical variability of *Gasterosteus aculeatus* (L.) populations in Belgium. *Verh. Kon. Vlaamsche Akad. Wet., Belgie* 9:1-63.
1949. On the mechanism and nature of adaptive evolution. *Ricerca Sci., Suppl.* 19:1-12.
1951. Les théories de l'évolution devant les données expérimentales. *Rev. Quest. Sci.* 122:58-89.
1952. Theorien und Tatsachen der biologischen Evolution. *Verh. Deut. Zool. Ges., Freiburg, 1952,* 409-429.
1956. Temperature adaptation in *Gasterosteus aculeatus* L. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 28:44-61.
Heydemann, F.
1943. Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren. *Stettiner Entomol. Ztg.* 104:116-142.
1944. Zur Kenntnis der Gattung *Aplecta* Guen. und zweier "Dualspezies" in derselben. (Lep. Noct.). *Stettiner Entomol. Ztg.* 105:12-33.

Hildreth, Ph. E.
1956. The problem of synthetic lethals in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 41:729-742.
Hile, R.
1937. Morphometry of the cisco, *Leucichthys artedi* (Le Sueur), in the lakes of the northeastern highlands, Wisconsin. *Intern. Rev. ges. Hydrol. Hydrog.* 36:57-130.
Hill, I. R.
1954. The taxonomic status of the mid-Gulf Coast *Amphiuma*. *Tulane Studies Zool.* 1:191-215.
Hinde, R. A.
1955. A comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae). *Ibis* 97:706-745.
1959. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. *Biol. Rev.* 34:85-128.
Hinde, R. A., and N. Tinbergen
1958. The comparative study of species-specific behavior. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 251-268.
Hindwood, K. A., and E. Mayr
1946. A revision of the striped-crowned pardalotes. *Emu* 46:49-67.
Hiraizumi, Y., L. Sandler, and J. F. Crow
1960. Populational implications of the segregation distorter locus. *Evolution* 14:433-444.
Hirschmann, H.
1951. Über das Vorkommen zweier Mundhöhlentypen bei *Diplogaster lheritieri* Maupas und *Diplogaster biformis* n. sp. und die Entstehung dieser hermaphroditischen Art aus *Diplogaster lheritieri*. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 80:1-188.
Hoare, C. A.
1943. Biological races in parasitic protozoans. *Biol. Rev.* 18:137-144
1952. The taxonomic status of biological races in parasitic protozoa. *Proc. Linn. Soc. London, Session 163*, Pt. 1:44-47.
Hobbs, H. H., Jr.
1942. The crayfishes of Florida. *Univ. Florida Publ. Biol. Sci.* 3:1-179.
1945. The subspecies and intergrades of the Florida burrowing crayfish *Procambarus rogersi* (Hobbs). *J. Wash. Acad. Sci.* 35:247-260.
1953. On the ranges of certain crayfishes of the Spiculifer group of the genus *Procambarus*, with the description of a new species (Decapoda: Astacidae). *J. Wash. Acad. Sci.* 43:412-416.
Hobbs, H. H., Jr., and L. J. Marchand
1943. A contribution towards a knowledge of the crayfishes of the Reelfoot Lake area. *J .Tenn. Acad. Sci.* 18:6-35.
Hoenigsberg, H. F., and S. Koref-Santibáñez
1960. Courtship and sensory preferences in inbred lines of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 14:1-7.

Hoesch, W.
1953. Über die Rassenbildung der s.w.-afrikanischen Bodenvögel unter Berücksichtigung von Wasserabhängigkeit, Niederschlagsmenge und Bodenfärbung. *J. Ornithol.* 94:274-281.
1956. Das Problem der Farbübereinstimmung von Körperfarbe und Untergrund. *Bonn. Zool. Beitr.* 7:59-83.
Hoestlandt, H.
1958. Comparaison des fréquences raciales d'un crustacé littoral, *Sphaeroma serratum*, aux Canaries et sur d'autres côtes atlantiques insulaires ou continentales. *Anuar. Estud. Atlánticos* No. 4:17-36.
Hoffman, R. L.
1951. Subspecies of the milliped *Apheloria trimaculata* (Wood) (Polydesmida: Xystodesmidae). *Nat. Hist. Miscellanea,* No. 81:1-6.
Hoffmeister, D. F.
1956. Mammals of the Graham (Pinaleno). Mountains, Arizona. *Amer. Midl. Nat.* 55:257-288.
Hogben, L.
1946. *An introduction to mathematical genetics* (Norton, New York).
Hölldobler, K.
1949. Über ein parasitologisches Problem. Die Gastpflege der Ameisen und die Symphilieinstinkte. *Z. Parasitenkunde* 14:3-26.
Holm, Å.
1956. Notes on Arctic spiders of the genera *Erigone* Aud. and *Hilaira* Sim. *Arkiv Zool.* 9:453-467.
Hooijer, D. A.
1949. Mammalian evolution in the Quaternary of southern and eastern Asia. *Evolution* 3:125-128.
Hooke, R.
1675 (ca.). *Posthumous works*, p. 411 (originally written 1670-1680), quoted in (1950) *Proc. Roy. Soc., London* (B) 137:182.
Hooper, E. T.
1941. Mammals of the lavafields and adjoining areas in Valencia County, New Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, No. 51:1-47.
1944. San Francisco Bay as a factor influencing speciation in rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, No. 59:1-89.
Hovanitz, W.
1942. Genetic and ecologic analyses of wild populations in Lepidoptera. I. Pupal size and weight variation in some California populations of *Melitaea chalcedona*. *Ecology* 23:175-188.
1944. The distribution of gene frequencies in wild populations of *Colias*. *Genetics* 29:31-60.
1948a. Ecological segregation of interfertile species of *Colias*. *Ecology* 29:461-469.
1948b. Differences in the field activity of two female color phases of *Colias* butterflies at various times of the day. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, No. 41:1-37.
1949. Increased variability in populations following natural hybridization.

In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 339-355.
1953. Polymorphism and evolution. *Symp. Soc. Exptl. Biol.,* No. 7:238-253.

Howard, H.
1950. Fossil evidence of avian evolution. *Ibis.* 92:1-21.

Howell, F. C.
1952. Pleistocene glacial ecology and evolution of "classic Neanderthal" man. *Southwestern J. Anthropol.* 8:337-410.
1957. The evolutionary significance of variation and varieties of "Neanderthal" man. *Quart. Rev. Biol.* 32:330-347.
1959. The Villafranchian and human origins. *Science* 130:831-844.

Howell, T. R.
1952. Natural history and differentiation in the yellow-bellied sapsucker. *Condor* 54:237-282.

Howells, W.
1959. *Mankind in the making* (Doubleday, New York).

Hrubant, H. E.
1955. An analysis of the color phases of the eastern screech owl, *Otus asio,* by the gene frequency method. *Amer. Nat.* 89:223-230.

Hsu, T. C., and T. T. Liu
1948. Microgeographic analysis of chromosomal variation in a Chinese species of *Chironomus* (Diptera). *Evolution* 2:49-57.

Hsu, W. S.
1956. Oogenesis in the Bdelloidea rotifer, *Philodina roseola* Ehrenberg. *Cellule* 57:281-296.

Hubbell, T. H.
1954. The naming of geographically variant populations. *Systematic Zool.* 3:113-121.
1956. Some aspects of geographic variation in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 1:71-88.

Hubbs, C. L.
1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. *Amer. Nat.* 56:360-372.
1940. Speciation of fishes. *Amer. Nat.* 74:198-211.
1941. The relation of hydrological conditions to speciation in fishes. In *A symposium on hydrobiology* (University of Wisconsin Press, Madison), 182-195.
1955. Hybridization between fish species in nature. *Systematic Zool.* 4:1-20.
1961. Isolating mechanisms in the speciation of fishes. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 5-23.

Hubbs, C. L., and L. C. Hubbs
1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. *Science* 76:628-630.

Hubbs, C. L., L. C. Hubbs, and R. E. Johnson
1943. Hybridization in nature between species of Catostomid fishes. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 22:1-76.

Hubbs, C. L., and K. E. Lagler
1949. Fishes of Isle Royale, Lake Superior, Michigan. *Papers Mich. Acad. Sci.* 33:73-133.

Hubbs, C. L., and R. R. Miller
1943. Mass hybridization between two genera of Cyprinid fishes in the Mohave Desert, California. *Papers Mich. Acad. Sci.* 28:343-378.
1948. The Great Basin with emphasis on glacial and postglacial times. II. The zoological evidence. Correlation between fish distribution and hydrographic history in the desert basins of western United States. *Bull. Univ. Utah* 38:18-166.

Hubbs, C. L., and E. C. Raney
1946. Endemic fish fauna of Lake Waccamaw, North Carolina. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.,* No. 65:1-30.

Hubbs, Cl.
1960. Duration of sperm function in the Percid fishes *Etheostoma lepidum* and *E. spectabile,* associated with sympatry of the parental populations. *Copeia,* No. 1:1-8.

Hubbs, Cl., and E. A. Delco
1960. Mate preference in males of four species of Gambusiine fishes. *Evolution* 14:145-152.

Hubbs, Cl., and V. G. Springer
1957. A revision of the *Gambusia nobilis* species group, with descriptions of three new species, and notes on their variation, ecology, and evolution. *Texas J. Sci.* 9:279-327.

Hubbs, Cl., and K. Strawn
1956. Infertility between two sympatric fishes, *Notropis lutrensis* and *Notropis venustus. Evolution* 10:341-344.
1957. Survival of F_1 hybrids between fishes of the subfamily Etheostominae. *J. Exptl. Zool.* 134:33-62.

Hubendick, B.
1951. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature, and distribution. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar* 3:1-223.
1952. On the evolution of the so-called thalassoid molluscs of Lake Tanganyika. *Arkiv Zool. Stockholm* (Ser. 2) 3:319-323.
1960. The Ancylidae of Lake Ochrid and their bearing on intralacustrine speciation. *Proc. Zool. Soc. London* 133:497-529.

Huntington, C. E.
1952. Hybridization in the purple grackle, *Quiscalus quiscula. Systematic Zool.* 1:149-170.

Hustich, I. (ed.)
1952. The recent climatic fluctuation in Finland and its consequences. *Fennia* 75:1-128.

Hutchinson, G. E.
1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.
1959. Homage to Santa Rosalia *or* why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93:145-159.
Hutchinson, G. E., and R. H. MacArthur
1959. A theoretical ecological model of size distribution among species of animals. *Amer. Nat.* 93:117-125.
Hutton, F. W.
1897. The place of isolation in organic evolution. *Nat. Sci.* 11:240-246.
Huxley, J. S.
1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27:491-520.
1940. ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford).
1942. *Evolution, the modern synthesis* (Allen and Unwin, London).
1953. *Evolution in action* (Harper, New York).
1955a. Morphism in birds. *Acta XI Intern. Ornithol. Congr., Basel, 1954,* 309-328.
1955b. Morphism and evolution. *Heredity* 9:1-52.
1958. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. *Uppsala Univ. Arsskr.* (1958), 21-39.
Huxley, T. H., and J. S. Huxley
1947. *Touchstone for ethics* (Harper, New York).
Hynes, H. B. N.
1950. The food of freshwater sticklebacks *(Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius),* with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Animal. Ecol.* 19:36-58.
1954. The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in western Britain. *J. Animal Ecol.* 23:38-84.
Iltis, H. H.
1957. Studies in the Capparidaceae. III. Evolution and phylogeny of the western North American Cleomoideae. *Ann. Missouri Bot. Garden* 44:77-119.
Imbrie, J.
1957. The species problem with fossil animals. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 125-153.
Inger, R. F.
1961, Problems in the application of the subspecies concept in vertebrate taxonomy. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 262-285.
Ingles, L. G.
1950. Pigmental variations in populations of pocket gophers. *Evolution* 4:353-357.
Ingles, L. G., and N. J. Biglione
1952. The continuity of the ranges of two subspecies of pocket gophers. *Evolution* 6:204-207.

Ingram, V. M.
1956. A specific chemical difference between the globins of normal human and sickle cell anemia hemoglobin. *Nature* 178:792-794.
Irving, L.
1957. The usefulness of Scholander's views on adaptive insulation of animals. *Evolution* 11:257-260.
Irwin, M. R.
1947. Immunogenetics. *Adv. Genet.* 1:133-159.
1953. Evolutionary patterns of antigenic substances of the blood corpuscles in Columbidae. *Evolution* 7:31-50.
1955. On interrelationships of the cellular antigens of several species of *Streptopelia. Evolution* 9:261-279.
Iseley, F. B.
1938. Survival value of Acridian protective coloration. *Ecology* 19:370-389.
1946. Differential feeding in relation to local distribution of grasshoppers. *Ecology* 27:128-138.
Ives, P. T.
1950. The importance of mutation rate genes in evolution. *Evolution* 4:236-252.
1954. Genetic changes in American populations of *Drosophila melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sci.* 40:87-92.
Jackson, C. H. N.
1944. The analysis of a tsetse fly population. *Ann. Eugenics* 12:176-205.
Jacob, F., and J. Monod
1961a. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Molec. Biol.* 3:318-356.
1961b. On the regulation of gene activity. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 26:193-211.
Jacobi, A.
1900. Lage und Form biogeographischer Gebiete. *Z. Ges. Erdk. Berlin* 35:147-238.
Jacobs, W.
1950. Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. *Z. Tierpsychol.* 7:169-216.
Jacobson, M., M. Beroza, and W. A. Jones
1960. Isolation, identification, and synthesis of the sex attractant of gypsy moth. *Science* 132:1011-1012.
Jahn, H.
1942. Zur Ökologie und Biologie der Vögel Japans. *J. Ornithol.* 90:1-302.
Janzer, W.
1950. Versuche zur Entstehung der Höhlentiermerkmale. *Naturw.* 37-286.
Janzer, W., and W. Ludwig
1952. Versuche zur evolutorischen Entstehung der Höhlentiermerkmale. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 84:462-479.

Jarvik, E.
1955. The oldest tetrapods and their forerunners. *Sci. Monthly* 80:141-154.
Jeannel, R.
1950. *La marche de l'évolution* (Presses Universitaires de France, Paris).
Jennings, H. S.
1938. Sex reaction types and their interrelations in *Paramecium bursaria.* I and II. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 24:112-120.
Jensen, Ad. S.
1941. On subspecies and races of the lesser sand eel (*Ammodytes lancea* s. lat.). *Biol. Medd., K. Danske Vidensk. Selskab* 16:1-33.
Jepsen, G. L.
1943. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist, a discussion. *Amer. J. Sci.* 251:521-528.
Jepsen, G. L., E. Mayr, and G. G. Simpson (eds.)
1949. *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton).
Johansen, H.
1947. Notes on the geographical variation of the chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). *Dansk Ornithol. Foren. Tidsskr.* 41:198-215.
1955. Die Jennissei-Faunenscheide. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 83:185-322.
Johnsen, S.
1944. Variation in fish in North-European waters. I. Variation in size. *Bergens Mus. Årbok,* No. 4:1-129.
Johnsgard, P. A.
1960a. Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implications. *Condor* 62:25-33.
1960b. A quantitative study of sexual behavior of mallards and black ducks. *Wilson Bull.* 72:133-155.
Johnson, Charles W.
1916. The *Volucella bombylans* group in America. *Psyche* 23:159-163.
1925. The North American varieties of *Volucella bombylans. Psyche* 32:114-117.
Johnson, Clifford
1959. Genetic incompatibility in the call races of *Hyla versicolor* Le Conte in Texas, *Copeia,* No. 4:327-335.
Johnson, D. H.
1943. Systematic review of the chipmunks (genus *Eutamias*) of California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 48:63-148.
Johnson, D. S.
1952. A thermal race of *Daphnia atkinsoni* Baird, and its distributional significance. *J. Animal Ecol.* 21:118-119.
1960. Subspecific and infraspecific variation in some freshwater prawns of the Indo-Pacific. *Proc. Cent. Bicent. Congr. Biol., Singapore (1958),* 259-267.
Johnson, M. L.
1947. The status of the *elegans* subspecies of *Thamnophis* with description

of a new subspecies from Washington state. *Herpetologica* 3:159-165.
Johnston, R. F.
1954. Variation in breeding season and clutch size in song sparrows of the Pacific coast. *Condor* 56:268-273.
Jordan, D. S.
1905. The origin of species through isolation. *Science* 22:545-562.
1908. The law of geminate species. *Amer. Nat.* 42:73-80.
Jordan, K.
1896. On mechanical selection and other problems. *Novit. Zool.* 3:426-525.
1897. Reproductive divergence: a factor in evolution? *Nat. Sci.* 11:317-320.
1898. Reproductive divergence not a factor in the evolution of new species. *Nat. Sci.* 12:45-47.
1903. Bemerkungen zu Herrn Dr. Petersen's Aufsatz: Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung. *Biol. Zentr.* 33:660-664.
1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. *Z. wiss. Zool.* 83:151-210.
1938. Where subspecies meet. *Novit. Zool.* 41:103-111.
Kachkarov, D. N., and E. P. Korovine
1942. *La vie dans les déserts* (Payot, Paris).
Kalela, O.
1942. Die Ausbreitung der kulturbedingten Vogelfauna als Glied der spätquartären Faunengeschichte Europas. *Ornis Fenn.* 19:1-23.
1944. Zur Frage der Ausbreitungstendenz der Tiere. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 10:1-23.
Karlson, P., and A. Butenandt
1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 4:39-58.
Kaston, B. J.
1936. The senses involved in the courtship of some of the vagabond spiders. *Entomol. Amer.* 16:97-167.
Kawamura, T., and M. Kobayashi
1959. Studies on hybridization in amphibians. VI. Reciprocal hybrids between *Rana temporaria temporaria* L. and *Rana temporaria ornativentris* Werner. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 18:1-15.
1960. Studies on hybridization in amphibians. VII. Hybrids between Japanese and European brown frogs. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 18:221-238.
Kawamura, T., and S. Sawada
1959. On the sexual isolation among different species and local races of Japanese newts. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 18:17-30.
Keast, A.
1959. The Australian environment. In A. Keast, R. L. Crocker, and C. S. Christian, eds., *Biogeography and ecology in Australia* (Junk, The Hague).
1961. Bird speciation on the Australian continent. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 123:305-495.

Keleher, J. J.
1952. Growth and Triaenophorus parasitism in relation to taxonomy of Lake Winnipeg ciscoes *(Leucichthys)*. *J. Fish. Research Board Canada* 8:469-478.
Kelson, K. R.
1951. Speciation in rodents of the Colorado River drainage. *Univ. Utah Biol. Ser.* 11:1-125.
Kempthorne, O.
1957. *An introduction to genetic statistics* (Wiley, New York).
Kendeigh, S. C.
1934. The role of environment in the life of birds. *Ecol. Monographs* 4:299-417.
1961. *Animal ecology* (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey).
Kennedy, J. S. (ed.)
1961. Insect polymorphism. *Symp. Roy. Entomol. Soc. London*, No. 1:1-115.
Kermack, K. A.
1954. A biometrical study of *Micraster coranguinum* and *M. (Isomicraster) senonensis*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* (B) 237:375-428.
Kerr, W. E.
1950. Evolution of caste determination in the genus *Melipona*. *Evolution* 4:7-13.
Kettle, D. S.
1950. The seasonal distribution of *Culicoides impunctatus* Goetghebuer [Diptera: Heleidae (Ceratopogonidae)] with a discussion on the possibility that it may be composed of two or more biological races. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 101:125-146.
Kettle, D. S., and G. Sellick
1947. The duration of the egg stage in the races of *Anopheles maculipennis* Meigen (Diptera, Culicidae). *J. Animal Ecol.* 16:38-43.
Kettlewell, H. B. D.
1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 10:287-301.
1961. The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 6:245-262.
Key, K. H. L.
1950. A critique on the phase theory of locusts. *Quart. Rev. Biol.* 25:363-407.
Kiefer, F.
1952. Copepoda, Calanoida und Cyclopoida, *Explor. Parc Nat. Albert, Mission H. Damas,* Fasc. 21:1-136.
Kimura, M.
1955. Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:33-53.
1960. Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load. *J. Genet.* 57:21-34.

King, J. C.
1947. A comparative analysis of the chromosomes of the *guarani* group of *Drosophila*. *Evolution* 1:48-62.
1956. Evidence for the integration of the gene pool from studies of DDT resistance in *Drosophila*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:311-317.
King, J. C., and L. Sømme
1958. Chromosomal analyses of the genetic factors for resistance to DDT in two resistant lines of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 43:577-593.
Kinne, O.
1954. Die *Gammarus*-Arten der Kieler Bucht. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 82:405-496.
Kinsey, A. C.
1936. The origin of higher categories in Cynips. *Indiana Univ. Publ., Sci. Ser.,* No. 4:1-334.
1937. An evolutionary analysis of insular and continental species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 23:5-11.
Kipp, F. A.
1942. Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel. *Biol. Zentr.* 62:289-299.
1948. Über die Eierzahl der Vögel. *Biol. Zentr.* 67:250-267.
1955. Die Entstehung der menschlichen Lautbildungsfähigkeit als Evolutionsproblem. *Experientia* 11:89-94.
Kirikov, S. V.
1940. On the connection between the red crossbills and the coniferous trees. *Bull. Acad. Sci. USSR (Biol.) 1940,* 359-376. (Russian with English summary.)
Kist, J.
1961. "Systematische" beschouwingen naar aanleiding van de waarneming van Heuglins Geelpootzilvermeeuw, *Larus cachinnans heuglini* Bree, in Nederland. *Ardea* 49:1-51.
Kitzmiller, J. B.
1953. Mosquito genetics and cytogenetics. *Rev. Bras. Malariol. Trop.* 5:285-359.
1959. Race formation and speciation in mosquitoes. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:161-165.
Kitzmiller, J. B., and W. L. French
1961. Chromosomes of *Anopheles quadrimaculatus*. *Amer. Zool.* 1:366.
Klauber, L. M.
1939. A further study of pattern dimorphism in the California king snake. *Bull. Zool. Soc. San Diego,* No. 15:1-23.
1941. The long-nosed snakes of the genus *Rhinocheilus*. *Trans. San Diego Nat. Hist. Soc.* 9:289-332.
1944. The California king snake: a further discussion. *Amer. Midl. Nat.* 31:85-87.
1946. The glossy snake, *Arizona,* with descriptions of new subspecies. *Trans. San Diego Nat. Hist. Soc.* 10:311-398.
1947. Classification and ranges of the gopher-snakes of the genus *Pituophis* in the western United States. *Bull. Zool. Soc. San Diego,* No. 22:1-83.

1956. *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles).
Kleiber, M.
1947. Body size and metabolic rate. *Physiol. Rev.* 27:511-541.
Kleinschmidt, O.
1900. Arten oder Formenkreise? *J. Ornithol.* 48:134-139.
Klopfer, P. M., and R. H. MacArthur
1960. Niche size and faunal diversity. *Amer. Nat.* 94:293-300.
Klots, A. B., and H. K. Clench
1952. A new species of *Strymon* Huebner from Georgia (Lepidoptera, Lycaenidae). *Amer. Mus. Novitates,* No. 1600:1-19.
Kluijver, H. N.
1951. The population ecology of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39:1-135.
Knight, G. R., A. Robertson, and C. H. Waddington
1956. Selection for sexual isolation within a species. *Evolution* 10:14-22.
Kobelt, W.
1881. Exkursionen in Süditalien. *Jahrb. Deut. malak. Ges.* 8:50-67.
Kohn, A. J.
1958. Problems of speciation in marine invertebrates. In A. A. Buzzati-Traverso, ed., *Perspectives in marine biology* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles), 571-588.
1959. The ecology of *Conus* in Hawaii. *Ecol. Monographs* 29:47-90.
Kolman, W. A.
1960. The mechanism of natural selection for the sex ratio. *Amer. Nat.* 94:373-377.
Komai, T., M. Chino, and Y. Hosino
1950. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia.* I. Geographic and temporal variation in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge. *Genetics* 35:589-601.
1951. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle *Harmonia.* II. Microgeographic variations. *Genetics* 36:382-390.
Kontkanen, P.
1953. On the sibling species in the leafhopper fauna of Finland (Homoptera, Auchenorrhyncha). *Arch. Soc. Zool. Vanamo* 7:100-106.
Koopman, K. F.
1950. Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis. Evolution* 4:135-148.
Koref-Santibáñez, S., and E. del Solar O.
1961. Courtship and sexual isolation in *Drosophila pavani* Brncic and *Drosophila gaucha* Jaeger and Salzano. *Evolution* 15:401-406.
Korringa, P.
1958. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis.* In L. Fage and P. Drach, eds., *Biologie comparée des espèces marines* (I. U. B. S., Ser. B, No. 24), 1-17.

Kosswig, C.
1944. Zur Evolution der Höhlentiermerkmale. *Rev. Fac. Sci. Istanbul* (B) 9:285-287.
1947. Selective mating as a factor for speciation in Cichlid fish of East African lakes. *Nature* 159:604.
1948. Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. *Rev. Fac. Sci. Istanbul* (B) 13:176-209.
1950. Erythräische Fische im Mittelmeer und an der Grenze der Agäis. *Syllegomena Biol., Festschr. Kleinschmidt, Wittenberg, 1950,* 203-212.
1953. Über die Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. *Hidrobiologi, Istanbul* (B) 1:186-198.
1960. Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten. *Zool. Anz., Suppl.* 23:42-73.
Kosswig, C., and A. Sengün
1945. Über arttrennende Mechanismen. *Rev. Fac. Sci. Istanbul* (B) 10:164-214.
Kramer, G.
1941. Über das "Concolor"-Merkmal (Fehlen der Zeichnung) bei Eidechsen und seine Vererbung. *Biol. Zentr.* 61-1-15.
1946. Veränderungen von Nachkommenziffer und Nachkommengrösse sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen. *Z. Naturforsch.* 1:700-710.
1949. Über Inselmelanismus bei Eidechsen. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 83:157-164.
1951. Body proportions of mainland and island lizards. *Evolution* 5:193-206.
1960. Funktionsgerechte Allometrien. *Proc. XII Intern. Ornithol. Congr., Helsinki, 1958* 1:426-436.
Kramer, G., and R. Mertens
1938. Rassenbildung bei west-istrianischen Inseleidechsen in Abhängigkeit von Isolierungsalter und Arealgrösse. *Arch. Naturg.* (N. F.) 7:189-234.
Krekeler, C. H.
1958. Speciation in cave beetles of the genus *Pseudanophthalmus* (Coleoptera, Carabidae). *Amer. Midl. Nat.* 59:167-189.
Krimbas, C. B.
1960. Synthetic sterility in *Drosophila willistoni. Proc. Nat. Acad. Sci.* 46:832-833.
Kühn, A.
1955. *Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie* (Springer, Berlin).
Kullenberg, B.
1947. Der Kopulationsapparat der Insekten aus phylogenetischem Gesichtspunkt. *Zool. Bidrag Uppsala* 25:79-90.
1956. Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males 1. *Zool. Bidrag Uppsala* 31:253-354.
1961. Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidrag Uppsala* 34:1-340.
Kummer, B.
1953. Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. *Abhandl. Exacten Biol., Fasc.* 3:1-44.

Kunze, L.
1959. Die funktionsanatomischen Grundlagen der Kopulation der Zwergzikaden, untersucht an *Euscelis plebejus* (Fall.) und einigen Typhlocybinen. *Deut. Entomol. Z.* (N. F.) 6:322-387.

Kupka, E.
1948. Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Coregonen (Felchen). *Rev. Suisse Zool.* 55:285-293.
1950. Die Mitosen- und Chromosomenverhältnisse bei der grossen Schwebrenke, *Coregonus wartmanni* (Bloch), des Attersees. *Österreich. Zool. Z.* 2:605-623.

Kurtén, B.
1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. *Acta Zool. Fenn.* 90:1-48.
1958. A differentiation index, and a new measure of evolutionary rates. *Evolution* 12:146-157.
1959. Rates of evolution in fossil mammals. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:205-215.

Kusnezov, N. N.
1956. A comparative study of ants in desert regions of Central Asia and of South America. *Amer. Nat.* 90:349-360.

La Barre, W.
1954. *The human animal* (University of Chicago Press, Chicago).

Lack, D.
1942. Ecological features of the bird faunas of British small islands. *J. Animal Ecol.* 11:9-36.
1944. Ecological aspects of species-formation in passerine birds. *Ibis* 86:260-286.
1945. The ecology of closely related species with special reference to cormorant *(Ph. carbo)* and shag *(P. aristotelis)*. *J. Animal Ecol.* 14:12-16.
1946. Competition for food by birds of prey. *J. Animal Ecol.* 15:123-129.
1947a. *Darwin's finches* (Cambridge University Press, Cambridge, England).
1947b. The significance of clutch-size. *Ibis* 89:302-352.
1949. The significance of ecological isolation. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 299-308.
1954a. *The natural regulation of animal numbers* (Clarendon Press, Oxford).
1954b. The evolution of reproductive rates. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 143-156.

Lack, D., and H. N. Southern
1949. Birds on Tenerife. *Ibis* 91:607-626.

Lagler, K. F., and R. M. Bailey
1947. The genetic fixity of differential characters in subspecies of the percid fish, *Boleosoma nigrum*. *Copeia*, No. 1:50-59.

Lal, K. B.
1934. Insect parasites of Psyllidae. *Parasitol.* 26:325-334.

Lamarck, M. de
1815. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (Verdière, Paris).

Lamotte, M.
1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) *Bull. Biol. France, Suppl.* 35:1-239.
1952. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des polutions naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 6:333-343.
1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:65-86.

Lancefield, D. E.
1929. A genetic study of crosses of two races or physiological species of *Drosophila obscura*. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 52:287-317.

Lanyon, W. E.
1957. The comparative biology of the meadowlarks *(Sturnella)* in Wisconsin. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, No. 1:1-67.
1960. The Middle American populations of the crested flycatcher *Myiarchus tyrannulus*. *Condor* 62:341-350.

Lanyon, W. E., and W. N. Tavolga (eds.)
1960. *Animal sounds and communication* (AIBS Publ. No. 7).

Lapage, G.
1951. *Parasitic animals* (Cambridge University Press, Cambridge, England).

Lasker, G. W.
1952. Mixture and genetic drift in ongoing human evolution. *Amer. Anthropol.* 54:433-436.

Lattin, G. de
1951. Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust., Isop.). I. Untersuchungen über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbfaktoren bei Porcellio und Tracheoniscus. *Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 84:1-37.

Laurent, R. F.
1952. Sur les notions d'espèce et de relation spécifique, de sous-espèce et de relation subspécifique. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique* 83:201-210.

Laven, H.
1953. Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmücken (Culicidae) und ihre Deutung als plasmatische Vererbung. *Z. ind. Obst.- u. Vererb.* 85:118-136.
1959. Speciation by cytoplasmic isolation in the *Culex pipiens*-complex. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:166-173.

Leakey, L. S. B.
1959. A new fossil skull from Olduvai. *Nature* 184:491-493.

Leakey, L. S. B., J. F. Evernden, and G. H. Curtis
1961. Age of bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. *Nature* 191:478-479.

Le Gare, M., and W. Hovanitz
1951. Genetic and ecologic analyses of wild populations in Lepidoptera. II. Color pattern variation in *Melitaea chalcedona*. *Wasmann J. Biol.* 9:257-310.

Legg, K., and F. A. Pitelka
1956. Ecologic overlap of Allen and Anna hummingbirds nesting at Santa Cruz, California. *Condor* 58:393-405.
Le Gros Clark, W. E.
1950. New palaeontological evidence bearing on the evolution of the Hominoidea. *Quart. J. Geolog. Soc. London* 105:225-264.
1955. *The fossil evidence for human evolution* (University of Chicago Press, Chicago).
1960. *The antecedents of man; an introduction to the evolution of the primates* (Quadrangle Books, Chicago).
Le Gros Clark, W. E., and L. S. B. Leakey
1951. *Fossil mammals of Africa, No. 1. The Miocene Hominoidea of East Africa* (Brit. Mus. [Nat. Hist.], London).
Lemche, H.
1940. The origin of winged insects. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.* 104:127-168.
1948. Northern and arctic tectibranch gastropods. I. The larval shells. *K. danske vidensk. Selsk. (Biol. Skr.)* 5:1-28.
Leopold, A. S.
1944. The nature of heritable wildness in turkeys. *Condor* 46:133-197.
Lerner, I. M.
1950. *Population genetics and animal improvement* (Cambridge University Press, Cambridge, England).
1954. *Genetic homeostasis* (Oliver and Boyd, Edinburgh).
1958. *The genetic basis of selection* (Wiley, New York).
1959. The concept of natural selection: a centennial view. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:173-182.
Lerner, I. M., and E. R. Dempster
1962. Indeterminism in interspecific competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 48:821-826.
Levene, H.
1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Amer. Nat.* 87:331-333.
Levene, H., and Th. Dobzhansky
1958. New evidence of heterosis in naturally occurring inversion heterozygotes in *Drosophila pseudoobscura. Heredity* 12:37-49.
1959. Possible genetic difference between the head louse and the body louse (*Pediculus humanus* L.). *Amer. Nat.* 93:347-353.
Lévi, C.
1956. Étude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démosponges. *Arch. Zool. Exptl. Gén.* 93:1-181.
Levi, H.
1959. The spider genus *Latrodectus* (Araneae, Theridiidae). *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 78:7-43.
Levine, P.
1958. The influence of the ABO system on Rh hemolytic disease. *Human Biol.* 30:14-28.

Levitan, M.
1952. Experiments on chromosomal variability in *Drosophila robusta. Genetics* 36:285-305.
1955. Studies of linkage in populations. I. Associations of second chromosome inversions in *Drosophila robusta. Evolution* 9:62-74.
1958. Non-random associations of inversions. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:251-268.
Levitan, M., H. L. Carson, and H. D. Stalker
1954. Triads of overlapping inversions in *Drosophila robusta. Amer. Nat.* 88:113-114.
Levitan, M., and F. M. Salzano
1959. Studies of linkage in populations. III. An association of linked inversions in *Drosophila guaramunu. Heredity* 13:243-248.
Lewis, E. B.
1950. The phenomenon of position effect. *Adv. Genet.* 3:73-115.
1951. Pseudoallelism and gene evolution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16:159-174.
Lewis, H.
1956. Specific and infraspecific categories in plants. In E. Mayr, ed., *Biogical systematics* (Proc. 16th Ann. Biol. Colloquium, Oregon State College, Corvallis), 13-20.
1962. Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16:257-271.
Lewis, H., and P. H. Raven
1958. Rapid evolution in *Clarkia. Evolution* 12:319-336.
Lewis, T. H.
1949. Dark coloration in the reptiles of the Tularosa Malpais, New Mexico. *Copeia,* No. 3:181-184.
Lewontin, R. C.
1953. The effect of compensation on populations subject to natural selection. *Amer. Nat.* 87:375-381.
1957. The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:395-408.
1958. Studies on heterozygosity and homeostasis. II. Loss of heterosis in a constant environment. *Evolution* 12:494-503.
1959. On the anomalous response of *Drosophila pseudoobscura* to light. *Amer. Nat.* 93:321-328.
Lewontin, R. C., and L. C. Dunn
1960. The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. *Genetics* 45:705-722.
Lewontin, R. C., and K. Kojima
1960. The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. *Evolution* 14:458-472.
Lewontin, R. C., and M. J. D. White
1960. Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra. Evolution* 14:116-129.
L'Héritier, Ph., and G. Teissier
1935. Recherches sur la concurrence vitale. Étude de populations mixtes de

Drosophila melanogaster et de Drosophila funebris. Compt. Rend. Soc. Biol., Paris 118:1396.
1937. Élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. Cas des Drosophiles "bar." *Compt. Rend. Soc. Biol. Paris* 124:880.

Li, C. C.
1955a. *Population genetics* (University of Chicago Press, Chicago).
1955b. The stability of an equilibrium and the average fitness of a population. *Amer. Nat.* 89:281-296.

Lieftinck, M. A.
1949. The dragonflies *(Odonata)* of New Guinea and neighbouring islands. *Nova Guinea* (n.s.) 5:1-271.

Lindeborg, R. G.
1952. Water requirements of certain rodents from xeric and mesic habitats. *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, No. 58:1-32.

Linnaeus, C.
1751. *Philosophia Botanica* (Godofr. Kiesewetter, Stockholmiae).
1758. *Systema Naturae. Regnum Animale* (10th ed. tomus I; L. Salvii, Holminae).

Linsdale, J. M.
1938. Environmental responses of vertebrates in the Great Basin. *Amer. Midl. Nat.* 19:1-206.

Linsley, E. G., and J. W. MacSwain
1958. The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution* 12:219-223.

Littlejohn, M. J.
1959. Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia.* (Anura, Leptodactylidae). *Evolution* 13:452-468.
1961. Age and origin of some southwestern Australian species of *Crinia* (Anura: Leptodactylidae). In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 514-536.

Littlejohn, M. J., and T. C. Michaud
1959. Mating call discrimination by females of Strecker's chorus frog *(Pseudacris streckeri). Texas J. Sci.* 11:86-92.

Livingston, F. B.
1958. The distribution of the sickle cell gene in Liberia. *Amer. J. Human Genet.* 10:33-41.

Lloyd, B. E.
1912. *The growth of groups in the animal kingdom* (Longmans, Green, London).

Loewenberg, B. J.
1957. *Darwinism. Reaction or reform?* (Rinehart, New York).

Loosanoff, V. L., and C. A. Nomejko
1951. Existence of physiologically different races of oysters, *Crassostrea virginica. Biol. Bull.* 101:151-156.

Lord, R. D., Jr.
1960. Litter size and latitude in North American mammals. *Amer. Midl. Nat.* 64:488-499.

Lorenz, K.
1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. Ornithol.* 89:19-29.
1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsychol.* 5:235-409.
1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, No. 4:221-268.

Lorkovic, Z.
1942. Studien über den Speziesbegriff. II. Artberechtigung von *Everes argiades Pall., E. alcetas* Hffg. und *E. decolorata* Stgr. *Mitt. Münch. Entomol. Ges.* 32:599-624.
1943. Modifikationen und Rassen von *Everes argiades* Pall. undihre Beziehungen zu den Klimatischen Faktoren ihrer Verbreitungsgebiete. *Mit. Münch. Entomol. Ges.* 33:431-478.
1949. Chromosomenzahlen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl. *Rev. Suisse Zool.* 56:243-249.
1953. Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. I und II. *Rad l'Acad. Yougoslave* 294:269-309, 315-358.
1955. Die Populationsanalyse zweier neuen stenochoren Erebia-Rassen aus Kroatien. *Biol. Glasnik* 8:53-76.
1958. Die Merkmale der unvollständigen Speziationsstufe und die Frage der Einführung der Semispezies in die Systematik. *Uppsala Univ. Arsskr. 1958,* 6:159-168.

Lowther, J. K.
1961. Polymorphism in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis* (Gmelin). *Canad. J. Zool.* 39:281-292.

Lucas, C. E.
1947. The ecological effects of external metabolites. *Biol. Rev.* 22:270-295.

Ludwig, W.
1940. Selektion und Stammesentwicklung. *Naturw.* 28:689-705.
1950. Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. *Neue Ergeb. Probleme Zool., Klatt-Festschrift 1950,* 516-537.
1954. Die Selektionstheorie. In G. Heberer, ed., *Die Evolution der Organismen* (Gustav Fischer, Stuttgart), 662-712.

Lukin, E. I.
1940. *Darwinism and geographic regularities in variation of organisms* (Acad. Sci. U.S.S.R., Moscow-Leningrad).

Lundman, B.
1947. Maps of the racial geography of some Partulae of the Society Islands based upon the material published by H. E. Crampton. *Zool. Bidrag. Uppsala* 25:517-533.
1952. *Umriss der Rassenkunde des Menschen in geschichtlicher Zeit* (Ejnar Munksgaard, Copenhagen).

MacArthur, J. W.
1949. Selection for small and large body size in the house mouse. *Genetics* 34:194-209.

MacArthur, R. H.
1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43:293-295.
1958. Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests. *Ecology* 39:599-619.
Machado, A. de Barros
1959. Nouvelles contributions à l'étude systématique et biogéographique des Glossines (Diptera). *Publ. cult. Co. Diam. Angola, Lisbon,* No. 46:13-90.
Macpherson, A. H.
1961. Observations on Canadian arctic *Larus* gulls, and on the taxonomy of *L. thayeri* Brooks. *Arctic Inst. North Amer., Tech. Paper,* No. 7:1-40.
Main, A. R.
1957. Studies in Australian amphibia. I. The genus *Crinia* Tschudi in south-western Australia and some species from south-eastern Australia. *Austral. J. Zool.* 5:30-55.
Main, A. R., A. K. Lee, and M. J. Littlejohn
1958. Evolution in three genera of Australian frogs. *Evolution* 12:224-233.
Manna, G. K., and S. C. Smith
1959. Chromosomal polymorphism and inter-relationships among bark weevils of the genus *Pissodes* Germar. *Nucleus* 2:179-208.
Manning, A.
1959a. Comparison of mating behavior in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans. Behaviour* 15:123-146.
1959b. The sexual isolation between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans. Animal Behaviour* 7:60-65.
Maramorosch, K.
1958. Studies of aster yellows virus transmissions by the leafhopper species *Macrosteles fascifrons* Stål and *M. laevis* Ribaut. *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol.* 3:221-228.
Marien, D.
1950. Notes on some Asiatic Meropidae (birds). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 49:151-164.
1951. Notes on the bird family Prunellidae in southern Eurasia. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1482:1-28.
1958. Selection for developmental rate in *Drosophila pseudoobscura. Genetics* 43:3-15.
Marks, E. N.
1954. A review of the *Aedes scutellaris* subgroup with a sutdy of variation in *Aedes pseudoscutellaris* (Theobald) (Diptera: Culicidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol.* 3:347-414.
Marler, P.
1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11:13-39.
1960. Bird songs and mate selection. In W. E. Lanyon and W. N. Tavolga, eds., *Animal sounds and communication* (AIBS Publ. No. 7), 348-367.
Marshall, J. T., Jr.
1948. Ecologic races of song sparrows in the San Francisco Bay region.

Part II. Geographic variation. *Condor* 50:233-256.
1960. Interrelations of Abert and Brown towhees. *Condor* 62:49-64.
Marshall, W. H.
1940. A survey of mammals of the islands in Great Salt Lake, Utah. *J. Mammal.* 21:144-159.
Maslin, T. P.
1962. All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus,* Teiidae. *Science* 135:212-213.
Mather, K.
1941. Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.* 41:159-193.
1943. Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* 18:32-64.
1949. *Biometrical genetics* (Methuen, London).
1950. The genetical architecture of heterostyly in *Primula sinensis. Evolution* 4:340-352.
1953. The genetical structure of populations. *Symp. Soc. Exptl. Biol.,* No. 7:66-95.
1954. The genetical units of continuous variation. *Caryologia, suppl. vol.,* 106-123.
1955. Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution* 9:52-61.
1956. Polygenic mutation and variation in populations. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 145:293-297.
Mather, K., and B. J. Harrison
1949. The manifold effect of selection. *Heredity* 3:1-52, 131-162.
Matsunaga, E., and Y. Hiraizumi
1962. Changes in titer of ecdysone in *Bombyx mori* during metamorphosis. *Science* 135:432-434.
Matthew, W. D.
1915. Climate and evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 24:171-318.
Matthey, R.
1949. *Les chromosomes des vertébrés* (Rouge, Lausanne).
1953. A propos de la polyploidie animale: réponse à un article de C. D. Darlington. *Rev. Suisse Zool.* 60: 466-471.
1954. Chromosomes et systématique des Canidés. *Mammalia* 18:225-230.
1958. Les chromosomes des mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique. *Arch. Julius Klaus-Stiftung* 33:253-297.
1961. Études de cytogénétique et de taxonomie chez les Muridae (Rodentia) *Reithrodontomys megalotis dychei* Allen, *Hypogeomys antimena* Grand., *Neofiber alleni* True. *Mammalia* 25:145-161.
Mattingly, P. F., L. E. Rozeboom, K. L. Knight, H. Laven, F. H. Drummond, S. R. Christophers, and P. G. Shute.
1951. The *Culex pipiens* complex. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 102:331-382.
Mattingly, P. F., P. G. Shute, H. Laven, and K. L. Knight
1953. The *Culex pipiens* complex. *Trans. 9th Intern. Congr. Entomol., Amsterdam* 2:283-300.

Mayer, A. G.
1910. Medusae of the world. III. The Scyphomedusae. *Carnegie Inst. Wash. Publ.,* No. 109:499-735.
Mayfield, H.
1960. *The Kirtland's Warbler* (Bull. 40, Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, Michigan).
Mayr, E.
1926. Die Ausbreitung des Girlitz. *J. Ornithol.* 74:571-671.
1931. Birds collected during the Whitney South Sea expedition. XII. Notes on *Halcyon chloris* and some of its subspecies. *Amer. Mus. Novitates,* No. 469:1-10.
1932a. Notes on thickheads *(Pachycephala)* from the Solomon Islands. *Amer. Mus. Novitates,* No. 522:1-22.
1932b. Notes on thickheads *(Pachycephala)* from Polynesia. *Amer. Mus. Novitates,* No. 531-1-23.
1940. Speciation phenomena in birds. *Amer. Nat.* 74:249-278.
1941. Die geographische Variation der Färbungstypen von *Microscelis leucocephalus. J. Ornithol.* 89:377-392.
1942. *Systematics and the origin of species* (Columbia University Press, New York).
1944. The birds of Timor and Sumba. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83:123-194.
1945. Symposium on age of the distribution pattern of gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura.* Introduction and some evidence in favor of a recent date. *Lloydia* 8:69-83.
1946a. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58:3-41.
1946b. The naturalist in Leidy's time and today. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 98:271-276.
1947. Ecological factors in speciation. *Evolution* 1:263-288.
1948. The bearing of the new systematics on genetical problems. The nature of species. *Adv. Genet.* 2:205-237.
1949a. Speciation and systematics. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 281-298.
1949b. Speciation and selection. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 93:514-519.
1950a. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 15:109-118.
1950b. The role of the antennae in the mating behavior of female *Drosophila. Evolution* 4:149-154.
1950c. Artbildung und Variation in der *Halcyon-chloris*-Gruppe. *Ornithol. biol. Wiss.* (Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann), 55-60.
1950d. Notes on the genus *Neositta. Emu* 49:282-291.
1951a. Speciation in birds. *Proc. Xth Intern. Ornithol. Congr., Uppsala, 1950,* 91-131.
1951b. Notes on some pigeons and parrots from western Australia. *Emu* 51:137-145.

1953a. Concepts of classification and nomenclature in higher organisms and microorganisms. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 56:391-397.
1953b. Fragments of a Papuan ornithogeography. *Proc. 7th Pacific Sci. Congr., 1949* 4:11-19.
1954a. Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 157-180.
1954b. Geographic speciation in tropical echinoids. *Evolution* 8:1-18.
1954c. Notes on nomenclature and classification. *Systematic Zool.* 3:86-98.
1955a. Integration of genotypes: synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:327-333.
1955b. Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 107:45-66.
1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10:105-108.
1957a. Species concepts and definitions. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 1-22.
1957. Difficulties and importance of the biological species. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 371-388.
1957c. Die denkmöglichen Formen der Artentstehung. *Rev. Suisse Zool.* 64:219-235.
1958. Behavior and systematics. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 341-362.
1959a. Isolation as an evolutionary factor. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:221-230.
1959b. Where are we? *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:1-14.
1959c. Darwin and the evolutionary theory in biology. In *Evolution and anthropology: a centennial appraisal* (Anthropol. Soc. Washington), 3-12.
1959d. Agassiz, Darwin, and evolution. *Harvard Library Bull.* 13:165-194.
1960. The emergence of evolutionary novelties. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 349-380.
Mayr, E., and D. Amadon
1947. A review of the Dicaeidae. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1360:1-32.
1951. A classification of recent birds. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1496:1-42.
Mayr, E., and E. T. Gilliard
1952a. The ribbon-tailed bird of paradise *(Astrapia mayeri)* and its allies. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1551:1-13.
1952b. Altitudinal hybridization in New Guinea honeyeaters. *Condor* 54:325-337.
Mayr, E., E. G. Linsley, and R. L. Usinger
1953. *Methods and principles of systematic zoology* (McGraw-Hill, New York).
Mayr, E., and M. Moynihan
1946. Evolution in the *Rhipidura rufifrons* group. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1321:1-21.

Mayr, E., and S. D. Ripley
1941. Birds collected during the Whitney South Sea expedition. XLIV. Notes on the genus *Lalage* Boie. *Amer. Mus. Novitates,* No. 1116:1-18.

Mayr, E., and C. B. Rosen
1956. Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*). *Amer. Mus. Novitates,* No. 1806:1-48.

Mayr, E., and E. Stresemann
1950. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* (Aves). *Evolution* 4:291-300.

Mayr, E., and C. Vaurie
1948. Evolution in the family Dicruridae (birds). *Evolution* 2:238-265.

McAtee, W. L.
1937. Survival of the ordinary. *Quart. Rev. Biol.* 12:47-64.

McCabe, T., and B. D. Blanchard
1950. *Three species of* Peromyscus (Rood Associates, Santa Barbara).

McCabe, T., and I. M. Cowan
1945. *Peromyscus maniculatus macrorhinus* and the problem of insularity. *Trans. Roy. Canad. Inst.* 25:117-215.

McCamey, F.
1950. A puzzling hybrid warbler from Michigan. *Jack-Pine Warbler* 28:67-72.

McCarley, W. H.
1954. Natural hybridization in the *Peromyscus leucopus* species group of mice. *Evolution* 8:314-323.

McCarthy, M. D.
1945. Chromosome studies on eight species of *Sciara* (Diptera) with special reference to chromosome changes of evolutionary significance. I and II. *Amer. Nat.* 79:104-121, 228-245.

McClintock, B.
1950. The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 36:344-355.

McDunnough, J.
1946. A study of the Caryaefoliella group of the family Coleophoridae (Lepidoptera). *Canad. Entomol.* 78:1-14.

McKinney, F.
1961. An analysis of the displays of the European eider *Somateria mollissima mollissima* (Linnaeus) and the Pacific eider *Somateria mollissima v. nigra* Bonaparte. *Behaviour, Suppl.* 7:1-124.

Meacham, W. R.
1962. Factors affecting secondary intergradation between two allopatric populations in the *Bufo woodhousei* complex. *Amer. Midl. Nat.* 67:282-304.

Mead, G. W.
1960. Hermaphroditism in archibenthic and pelagic fishes of the order Iniomi. *Deep-Sea Research* 6:234-235.

Mecham, J. S.
1961. Isolating mechanisms in anuran amphibians. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 24-61.

Medawar, P. B.
1957. *The uniqueness of the individual* (Methuen, London).
1960. *The future of man: the Reith lectures* (Methuen, London).

Meglitsch, P. A.
1954. On the nature of the species. *Systematic Zool.* 3:49-65.

Meinertzhagen, R.
1954. Desert coloration. *Birds of Arabia* (Oliver and Boyd, Edinburgh), 8-31.

Meise, W.
1928a. Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis *Corvus corone* L.). *J. Ornithol.* 76:1-203.
1928b. Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. *Verh. Deut. Zool. Ges., München, 1928,* 96-105.
1936a. Über Artenstehung durch Kreuzung in der Vogelwelt. *Biol. Zentr.* 56:590-604.
1936b. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, *Passer domesticus* (L.) und *hispaniolensis* (T.), *J. Ornithol.* 84:631-672.
1938. Fortschritte der ornithologischen Systematik seit 1920. *Proc. VIII Intern. Ornithol. Congr., Oxford, 1934,* 49-189.

Melander, Y., and E. Montén
1950. Probable parthenogenesis in *Coregonus. Hereditas* 36:105-106.

Melchinger, H.
1955. Unterschiede im Gehäusebau und Verhalten der beiden Heideschnekken *Helicella ericetorum* und *Helicella obvia. Zool. Jahrb. (Syst.)* 83:185-322.

Mell, R.
1941. Die Beziehungen zwischen Entwicklungszyklus und Klima bei *Gonepteryx* (Lep. Rhop.). *Biol. Zentr.* 61:603-607.

Mertens, R.
1928. Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzipes, dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. *Senckenbergiana* 10:81-91.
1934. Die Insel-reptilin, ihre Ausbreitung, Variation, und Artbildung. *Zoologica* 32:1-209.
1943. Die rezenten Krokodile des Natur-Museums Senckenberg. *Senckenbergiana* 26:252-312.
1947. Studien zur Eidonomie und Taxonomie der Ringelnatter (*Natrix natrix*). *Abhandl. senckenberg. naturfosch. Ges.* 476:1-38.
1950. Über Reptilienbastarde. *Senckenbergiana* 31:127-144.
1952. Schwarzblaue Insel-Eidechsen und die neueren Ansichten über ihr Farbkleid. *Natur u. Volk* 82:386-394.

Mettler, L. E.
1957. Studies on experimental populations of *Drosophila arizonensis* and *Drosophila mojavensis*. *Univ. Texas Publ.*, No. 5721:157-181.
Meylan, A.
1961. Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez *Sorex araneus* L. *(Mamm. Insectivora)*. *Rev. Suisse Zool.* 67:258-261.
Michener, C. D.
1947a. A revision of the American species of *Hoplitis* (Hymenoptera, Megachilidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 89:257-318.
1947b. A character analysis of a solitary bee, *Hoplitis albifrons* (Hymenoptera, Megachilidae). *Evolution* 1:172-185.
Milani, R.
1956. Ricerche genetiche sulla resistenza degli insetti alla azione delle sostanze tossiche. *Riv. Parassitol.* 17:223-246.
Milkman, R. D.
1960a. The genetic basis of natural variation. I. Crossveins in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 45:35-48.
1960b. The genetic basis of natural variation. II. Analysis of a polygenic system in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 45:377-391.
1960c. Potential genetic variability of wild pairs of *Drosophila melanogaster*. *Science* 131:225-226.
1961. The genetic basis of natural variation. III. Developmental lability and evolutionary potential. *Genetics* 46:25-38.
Miller, A. H.
1941. Speciation in the avian genus *Junco*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 44:173-434.
1942 Habitat selection among higher vertebrates and its relation to intraspecific variation. *Amer. Nat.* 76:25-35.
1944a. Specific differences in the call notes of chipmunks. *J. Mammal.* 25:87-89.
1944b. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.* 27:85-100.
1949. Some concepts of hybridization and intergradation in wild populations of birds. *Auk* 66:338-342.
1950. Some ecologic and morphologic considerations in the evolution of higher taxonomic categories. *Ornithol. biol. Wiss.* (Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann), 84-88.
1951. An analysis of the distribution of the birds of California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 50:531-644.
1955. Concepts and problems of avian systematics in relation to evolutionary processes. In A. Wolfson, ed., *Recent studies in avian biology* (University of Illinois Press, Urbana), 1-22.
1956. Ecologic factors that accelerate formation of races and species of terrestrial vertebrates. *Evolution* 10:262-277.
1960. Adaptation of breeding schedule to latitude. *Proc. XII Intern. Ornithol. Congr., Helsinki, 1958*, 513-522.

Miller, R. R.
1948. The cyprinodont fishes of the Death Valley system of eastern California and southwestern Nevada. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, No. 68:1-155.
1950. Speciation in fishes of the genera *Cyprinodon* and *Empetrichthys*, inhabiting the Death Valley region. *Evolution* 4:155-163.
1955. A systematic review of the middle American fishes of the genus *Profundulus*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, No. 92:1-64.
1961. Speciation rates in some fresh-water fishes of western North America. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 537-560.
Miller, R. R., and R. J. Schultz
1959. All-female strains of the teleost fishes of the genus. *Poeciliopsis*. *Science* 130:1656-1657.
Millicent, E., and J. M. Thoday
1960. Gene flow and divergence under disruptive selection. *Science* 131:1311-1312.
Milne, A.
1961. Definition of competition among animals. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, No. 15:40-71.
Milstead, W. M.
1957. Some aspects of competition in natural populations of whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *Texas J. Sci.* 9:410-447.
Minamori, S.
1952. Physiological isolation in Cobitidae. I. Two races of the striated spinous loach with special reference to the difference in their embryonic respiration. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 13:1-14.
1955. Physiological isolation in Cobitidae. III. Hybrid sterility and hybrid breakdown in contact regions of two races of the striated spinous loach. *Jap. J. Genet.* 30:243-251.
1956. Physiological isolation in Cobitidae. IV. Speciation of two sympatric races of Lake Biwa of the striated spinous loach. *Jap. J. Zool.* 12:89-104.
Montalenti, G.
1958. Perspectives of research on sex problems in marine animals. In A. A. Buzzati-Traverso, ed., *Perspectives in marine biology* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles), 589-602.
1960. Alcune considerazioni sull'evoluzione della determinazione del sesso. *Accad. Naz. Lincei, Rome,* Quaderno N. 47:153-181.
Moore, J. A.
1944. Geographic variation in *Rana pipiens* Schreber of eastern North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 82:345-370.
1946. Incipient intraspecific isolating mechanisms in *Rana pipiens*. *Genetics* 31:304-326.
1949. Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. *Evolution* 3:1-24.

1950. Further studies on *Rana pipiens* racial hybrids. *Amer. Nat.* 84:247-254.
1952a. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. I. Population cage experiments. *Evolution* 6:407-420.
1952b. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. II. The improvement of competitive ability through selection. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 38:813-817.
1954. Geographic and genetic isolation in Australian amphibia. *Amer. Nat.* 88:65-74.
1955. Abnormal combinations of nuclear and cytoplasmic systems in frogs and toads. *Adv. Genet.* 7:139-182.
1957. An embryologist's view of the species concept. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 325-338.

Moreau, R. E.
1944a. Clutch-size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86:286-347.
1944b. Clutch-size in introduced birds. *Auk* 61:583-587.
1947. Relations between number in brood, feeding-rate, and nestling period in nine species of birds in Tanganyika territory. *J. Animal Ecol.* 16:205-209.
1948. Ecological isolation in a rich tropical avifauna. *J. Animal Ecol.* 17:113-126.

Morgenthaler, O.
1934. Krankheitserregende und harmlose Arten der Bienenmilbe *Acarapis*, zugleich ein Beitrag zum Species-Problem. *Rev. Suisse Zool.* 41:429-446.

Moriya, K.
1951. On isolating mechanisms between the two subspecies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 12:47-56.
1960. Studies on the five races of the Japanese pond frog, *Rana nigromaculata* Hallowell. III. Sterility in interracial hybrids. *J. Sci. Hiroshima Univ.* (B) 18:125-156.

Morpurgo, G., and B. Nicoletti
1956. Sull'importanza del matrimonio selettivo per la evoluzione di popolazioni artificiali de *Drosophila melanogaster*. *Ricerca Sci., Suppl.* 26:1-11.

Moser, H.
1958. The dynamics of bacterial populations maintained in the chemostat. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, No. 614:1-136.

Mourant, A. E.
1954. *The distribution of the human blood groups* (Blackwell, Oxford).

Mourant, A. E., A. C. Kopec, and K. Domaniewska-Sobczak
1958. *The ABO blood groups: comprehensive tables and maps of world distribution* (Blackwell, Oxford).

Mozley, A.
1935. The variation of two species of *Lymnaea*. *Genetics* 20:452-465.

Muller, H. J.
1918. Genetic variability: twin hybrids and constant hybrids in a case of balanced lethal factors. *Genetics* 3:422-499.
1925. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. *Amer. Nat.* 59:346-353.
1929. The method of evolution. *Sci. Monthly* 29:481-505.
1940. Bearings of the Drosophila work on systematics. In J. S. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 185-268.
1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biol. Symp.* 6:71-125.
1950a. Our load of mutations. *Amer. J. Human Genet.* 2:111-176.
1950b. *Evidence of the precision of genetic adaptation* (The Harvey Lectures, Ser. 43.; Thomas, Springfield, Ill.), 165-229.
1960. The guidance of human evolution. In S. Tax. ed., *The evolution of man* (University of Chicago Press, Chicago), 423-462.

Muller, H. J., E. Carlson, and A. Schalet
1961. Mutation by alteration of the already existing gene. *Genetics* 46:213-226.

Muller, H. J., and G. Pontecorvo
1941. Recessive genes causing interspecific sterility and other disharmonies between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Genetics* 27:157.

Muller, H. J., S. Wright, G. L. Jepsen, G. L. Stebbins, Jr., and E. Mayr
1949. Symposium on natural selection and adaptation. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 93:459-519.

Munroe, E. G.
1950. The systematics of *Calisto* (Lepidoptera, Satyrinae), with remarks on the evolutionary and zoogeographic significance of the genus. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 58:211-240.
1951. Subspeciation in the Microlepidoptera. *Lepidopterists' News* 5:29-31.

Münzing, J.
1959. Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet. *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* 44:318-382.

Murphy, R. C.
1938. The need of insular exploration as illustrated by birds. *Science* 88:533-539.

Murphy, R. C., and J. M. Pennoyer
1952. Larger petrels of the genus *Pterodroma*. *Amer. Mus. Novitates*, No. 1580:1-43.

Myers, G. S.
1950. The systematic status of *Hyla septentrionalis*, the large tree frog of the Florida Keys, the Bahamas and Cuba. *Copeia*, No. 3:203-214.
1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories. *Evolution* 14:323-333.

Neave, F.
1944. Racial characteristics and migratory habits in *Salmo gairdneri J. Fish. Research Board Canada* 6:245-251.

Neel, J. V.
1958. The study of natural selection in primitive and civilized human populations. *Human Biol.* 30:43-72.

Newell, N. D.
1947. Infraspecific categories in invertebrate paleontology. *Evolution* 1:163-171.
1952. Periodicity in invertebrate evolution. *J. Paleontol.* 26:371-385.
1956a. Fossil populations. In P. C. Sylvester-Bradley, ed., *The species concept in palaeontology* (Syst. Assoc. Publ. No. 2), 63-82.
1956b. Catastrophism and the fossil record. *Evolution* 10:97-101.

Newman, M. T.
1953. The application of ecological rules to the racial anthropology of the aboriginal new world. *Amer. Anthropol.* 55:311-327.

Nice, M. M.
1937. Studies in the life history of the song sparrow. I. *Trans. Linn. Soc. New York* 4:1-247.

Nicol, D., G. A. Desborough, and J. R. Solliday
1959. Paleontology: paleontologic record of the primary differentiation in some major invertebrate groups. *J. Wash. Acad. Sci.* 49:351-366.

Nichols, D.
1959. Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Phil. Trans. Roy. Soc., London* (B) 242:347-437.

Nicholson, A. J.
1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Austral. J. Zool.* 2:9-65.
1957. The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:153-173.

Niethammer, G.
1940. Die Schutzanpassung der Lerchen. In W. Hoesch and G. Niethammer, *Die Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas. J. Ornithol., Sonderheft* 88:75-83.
1959. Die Rolle der Auslese durch Feinde bei Wüstenvögeln. *Bonn. Zool. Beitr.* 10:179-197.

Nilsson, N.-A.
1955. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm,* No. 36:163-225.
1960. Seasonal fluctuations in the food segregation of trout, char and whitefish in 14 North-Swedish lakes. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm, No.* 41:185-205.

Nilsson-Ehle, H.
1909. *Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen* (Acta Universita, Lund).

Nørrevang, A.
1959. Double invasions and character displacement. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.* 121:171-180.

Nümann, W.
1948. Artbildungsvorgänge bei Forellen (*Salmo lacustris* und. S. *Carpio*). *Biol. Zentr.* 66:77-81.

Oksala, T.
1954. Genetics of the dark phases of the red fox in experiment and in nature. *Papers Game Research, Helsinki* 11:1-16.
1958. Chromosome pairing, crossing over, and segregation in meiosis in *Drosophila melanogaster* females. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:197-210.

Oliver, J. A., and C. E. Shaw
1953. The amphibians and reptiles of the Hawaiian Islands. *Zoologica* 38:71-73.

Olson, A. D., T. H. Hubbell, and H. F. Howden
1954. The burrowing beetles of the genus *Mycotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.,* No. 84:1-59.

Omodeo, P.
1951. Gametogenesi e sistematica intraspecifica come problemi connessi con la poliploidia nei *Lumbricidae. Atti Soc. Toscana Sci. Nat.* (B) 58:1-12.
1952. Cariologia dei *Lumbricidae. Caryologia* 4:173-275.

Osborn, H. F.
1927. The origin of species. V. Speciation and mutation. *Amer. Nat.* 61:5-42.
1936. *Proboscidea* (American Museum Press, New York), vol. 1.

Osche, G.
1952. Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis* (Nematoda). *Zool. Jahrb. (Syst.)* 81:190-280.
1954. Über die gegenwärtig ablaufende Entstehung von Zwillings- und Komplementärarten bei Rhabditiden (Nematodes). *Zool. Jahrb. (Syst.)* 82:617-654.
1958. Die Bursa- und Schwanzstrukturen und ihre Aberrationen bei den Strongylina (Nematoda). *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 46:571-635.

Oshima, C.
1958. Studies on DDT-resistance in *Drosophila melanogaster. J. Heredity* 49:22-31.

Palmén, E.
1949. The *Diplopoda* of eastern Fennoscandia. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 13:1-54.

Palmgren, P.
1938. Zur Kausalanalyse der ökologischen und geographischen Verbreitung der Vögel Nordeuropas. *Arch. Naturg.* (N. F.) 7:235-269.

Paludan, K.
1940. Contributions to the ornithology of Iran. *Danish Sci. Invest. Iran*, Pt. 2:11-54.
1951. Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Vidensk. Medd. fra naturh. Foren.* 114:1-128.
Papi, F.
1954. Aspetti del differenziamiento razziale e specifico nei Turbellari Rabdoceli. *Boll. Zool.* 21:357-377.
Paraense, W. L.
1959. One-sided reproductive isolation between geographically remote populations of a planorbird snail. *Amer. Nat.* 93:93-101.
Park, O.
1949. Application of the converse Bergmann principle to the carabid beetle, *Dicaelus purpuratus*. *Physiol. Zool.* 22:359-372.
Park, T.
1948. Interspecies competition in populations of *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecol. Monographs* 18:265-308.
1954. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* 27:177-238.
Parkes, K. C.
1951. The genetics of the golden-winged × blue-winged warbler complex. *Wilson Bull.* 63:5-15.
1961. Intergeneric hybrids in the family Pipridae. *Condor* 63:345-350.
Parson, P. A., and W. F. Bodmer
1961. The evolution of overdominance: natural selection and heterozygote advantage. *Nature* 190:7-12.
Patett, P.
1947. On the systematic position of the starlings inhabiting Bulgaria and the neigh bouring countries. *Ibis* 89:494-507.
Patterson, J. T.
1942. Isolating mechanisms in the genus *Drosophila*. *Biol. Symp.* 6:271-287.
1947. Studies in the genetics of *Drosophila*. V. Isolating mechanisms. *Univ. Texas Publ.*, No. 4720:1-184.
1953. Studies in the genetics of *Drosophila*. VII. Revision of the *montana* complex of the *virilis* species group. *Univ. Texas Publ.*, No. 5204:20-34.
Patterson, J. T., and Th. Dobzhansky
1945. Incipient reproductive isolation between two subspecies of *Drosophila pallidipennis*. *Genetics* 30:429-438.
Patterson, J. T., and W. S. Stone
1952. *Evolution in the genus* Drosophila (Macmillan, New York).
Pavan, C.
1946. Observations and experiments on the cave fish *Pimelodella kronei* and its relatives. *Amer. Nat.* 80:343-361.
Peabody, F. E., and J. M. Savage

1958. Evolution of a coast range corridor in California and its effect on the origin and dispersal of living amphibians and reptiles. In C. L. Hubbs, ed., *Zoogeopraphy* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 51), 159-186.
Peitzmeier, J.
1942. Die Bedeutung der oekologischen Beharrungstendenz für faunistische Untersuchungen. *J. Ornithol.* 90:311-322.
Pejler, B.
1956. Introgression in planktonic Rotatoria with some points of views on its causes and conceivable results. *Evolution* 10:246-261.
1957a. Taxonomical and ecological studies on planktonic Rotatoria from northern Swedish Lapland. *K. svenska VetenskAkad. Handl.* 6:1-68.
1957b. On variation and evolution in planktonic Rotatoria. *Zool. Bidrag Uppsala* 32:1-66.
Penn, G. H.
1957. Variation and subspecies of the crawfish *Orconectes palmeri* (Faxon) (Decapoda, Astacidae). *Tulane Studies Zool.* 5:231-262.
Perdeck, A. C.
1957. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). *Behaviour* 12:1-75.
Petersen, B.
1947a. Die geographische Variation einiger Fennoskandischer Lepidopteren. *Zool. Bidrag Uppsala* 26:329-531.
1947b. On the difference in species between *Boloria pales* Schiff. and *Boloria arsilache* Esp. *Zool. Bidrag Uppsala* 25:335-343.
1952. Studies on geographic variation of allometry in some European Lepidoptera. *Zool. Bidrag Uppsala* 29:1-38.
1955. Geographische Variation von *Pieris (napi) bryoniae* durch Bastardierung mit *Pieris napi*. *Zool. Bidrag Uppsala* 30:355-397.
Petersen, B., and O. Tenow
1954. Studien am Rapsweissling und Bergweissling (*Pieris napi*. L. und *Pieris bryoniae* O.). *Zool. Bidrag Uppsala* 30:169-198.
Petersen, W.
1903. Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung. *Biol. Zentr.* 23:468-477.
1905. Über beginnende Art-Divergenz. *Arch. Rass.- u. Ges. Biol.* 2:641-662.
Petit, C.
1958. Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol.* 92:248-329.
Petrunkevitch, A.
1952. Macro-evolution and the fossil record of Arachnida. *Amer. Sci.* 40:99-122.
Peus, F.
1950. Der Formenkreis des *Ctenophthalmus agyrtes* Heller (Insecta, Apha-

niptera). *Syllegomena Biol., Festschr. Kleinschmidt, Wittenberg 1950,* 286-318.
Philip, J. R.
1955. Note on the mathematical theory of population dynamics and a recent fallacy. *Austral. J. Zool.* 3:287-294.
Phillips, J. C.
1915. Experimental studies of hybridization among ducks and pheasants. *J. Exptl. Zool.* 18:69-143.
Pickford, G. E., and B. H. McConnaughey
1949. The *Octopus bimaculatus* problem: a study in sibling species. *Bull. Bingham Oceanographic Coll., Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ.* 12:1-66.
Pictet, A.
1938. Les races physiologiques de *Nemeophila (Parasemia) plantaginis* L. au Parc National Suisse et dans les massifs limitrophes. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 17:373-391.
Pierce, G. W.
1948. *The songs of insects* (Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts).
Pitelka, F. A.
1951a. Speciation and ecologic distribution in American jays of the genus *Aphelocoma. Univ. Calif. Publ. Zool.* 50:195-464.
1951b. Ecologic overlap and interspecific strife in breeding populations of Anna and Allen hummingbirds. *Ecology* 32:641-661.
1951c. Principles of animal ecology. *Evolution* 5:81-84.
Pittendrigh, C. S.
1950. The ecoclimatic divergence of *Anopheles bellator* and *A. homunculus. Evolution* 4:43-63.
1958. Adaptation, natural selection, and behavior. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 390-416.
Plate, L.
1913. *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung* (Engelmann, Leipzig and Berlin).
1924. *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre* (Gustav Fischer, Jena).
Plessen, V. Baron von
1926. Verbreitung und Lebensweise von *Leucopsar rothschildi* Stres. *Ornithol. Monatsber.* 34:71-73.
Poll, M.
1950. Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichthyologique du Lac Tanganyika. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique* 81:111-140.
Pontecorvo, G.
1958. *Trends in genetic analysis* (Columbia University Press, New York).
Pontin, A. J.
1961. Population stabilization and competition between the ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.). *J. Animal Ecol.* 30:47-54.

Popham, E. J.
1942. The variation in the colour of certain species of *Arctocorisa (Hemiptera)* and its significance. *Proc. Zool. Soc. London* (A) 111:135-172.
1947. Ecological studies of the mating habits of certain species of Corixidae and their significance. *Proc. Zool. Soc. London* 116:692-706.
Portmann, A.
1956. *Zoologie und das neue Bild vom Menschen* (Rowohlts deutsche Enzyklopädie, Hamburg).
Portugal-Araújo, V., and W. E. Kerr
1959. A case of sibling species among social bees. *Rev. Brasil. Biol.* 19:223-228.
Poulson, D. F., and B. Sakaguchi
1961. Nature of "sex-ratio" agent in Drosophila. *Science* 133:1489-1490.
Poulton, E. B.
1903. What is a species? *Proc. Entomol. Soc. London,* lxxvi-cxvi.
1908. *Essays on evolution, 1889-1907* (Clarendon Press, Oxford).
Prevosti, A.
1954. Variación geográfica de varios caracteres cuantitativos en poblaciones catalanas de *Drosophila subobscura. Genét. Ibérica.* 6:33-68.
1955a. Variación geográfica de caracteres cuantitativos en poblaciones británicas de *Drosophila subobscura. Genét. Ibérica* 7:3-44.
1955b. Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:294-299.
Prosser, C. L.
1955. Physiological variation in animals. *Biol. Rev.* 30:229-262.
1957. The species problem from the viewpoint of a physiologist. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 339-369.
Pryer, H.
1886. *Rhopalocera nihonica: a description of the butterflies of Japan* (Yokohama).
Pyburn, W. F.
1961. The inheritance and distribution of vertebral stripe color in the cricket frog. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 235-261.
Race, R. R., and R. Sanger
1954. *Blood groups in man* (2nd ed.; Blackwell, Oxford).
Radovanovic, M.
1956. Rassenbildung bei den Eidechsen auf Adriatischen Inseln. *Österr. Akad. Wiss.* 110:1-82.
1959. Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 86:395-436.
Ramme, W.
1930. Revisionen und Neubeschreibungen in der Gattung *Pholidoptera* Wesm. (Orth., Tettigon.). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 16:789-821.

1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 27:1-431.

Rand, A. L.

1936. Altitudinal variation in New Guinea birds. *Amer. Mus. Novitates*, No. 890:1-14.

1938. Results of the Archbold expeditions. No. 22. On the breeding habits of some birds of paradise in the wild. *Amer. Mus. Novitates*, No. 993:1-8.

1948. Glaciation, an isolating factor in speciation. *Evolution* 2:314-321.

1952. Secondary sexual characters and ecological competition. *Fieldiana: Zool. (Chicago)* 34:65-70.

1958. Notes on African bulbuls. Family Pycnonotidae: class Aves. *Fieldiana: Zool. (Chicago)* 35:143-220.

Rao, K. P.

1953. Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude. *Biol. Bull.* 104:171-181.

Rau, P.

1942. The nesting habits of *Polistes* wasps as a factor in taxonomy. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 35:335-338.

1946. The nests and the adults of colonies of *Polistes* wasps. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 39:11-27.

Rawson, G. W., and J. B. Ziegler

1950. A new species of *Mitoura* Scudder from the pine barrens of New Jersey (Lepidoptera, Lycaenidae). *J. N. Y. Entomol. Soc.* 58:69-82.

Ray, C.

1960. The application of Bergmann's Allen's rule to the poikilotherms. *J. Morphol.* 106:85-108.

Ray, J.

1686. *Historia plantarum* (London), vol. 1.

Reed, S. C., and E. W. Reed

1948. Morphological differences and problems of speciation in *Drosophila*. *Evolution* 2:40-48.

1950. Natural selection in laboratory populations of *Drosophila*. II. Competition between a white-eye gene and its wild type allele. *Evolution* 4:34-42.

Reed, S. C., C. M. Williams, and L. E. Chadwick

1942. Frequency of wing-beat as a character for separating species, races and geographic varieties of *Drosophila*. *Genetics* 27:349-361.

Reeve, E. C. R., and F. W. Robertson

1953. Studies in quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. *J. Genet.* 51:276-316.

Reid, J. A.

1953. The *Anopheles hyrcanus* group in south-east Asia (Diptera: Culicidae). *Bull. Entomol. Res. London* 44:5-76.

1960. Mosquitoes, insecticides and evolution. *Proc. Centenary (Darwin-Wallace) and Bicentenary (Linnaeus) Congr., Univ. Malaya, Singapore 1958*, 217-219.

Reinig, W. F.

1939. Die Evolutionsmechanismen, erläuter an den Hummeln. *Zool. Anz., Suppl.* 12:170-206.

Reiser, O. L.

1958. The concept of evolution in philosophy. In R. Buchsbaum, ed., *A book that shook the world* (University of Pittsburgh Press, Pittsburgh), 38-47.

Remane, A.

1951. Die Besiedelung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Verh. Deut. Zool. Ges., Wilhelmshaven, 1951*, 327-359.

1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik* (Geest and Portig, Leipzig).

Remington, C. L.

1954. The genetics of *Colias* (Lepidoptera). *Adv. Genet.* 6:403-450.

1958. Genetics of populations of Lepidoptera. *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. 1956*, 2:787-805.

Remington, C. L., M. M. Cary, A. B. Klots, B. P. Beirne, E. Munroe, and L. P. Grey

1951. Geographic subspeciation in the Lepidoptera: a symposium. *Lepidopterists' News* 5:17-35.

Rendel, J. M.

1959. Canalization of the scute phenotype of *Drosophila*. *Evolution* 13:425-439.

Rensch, B.

1929. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung* (Borntraeger, Berlin).

1932. Über die Abhängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 25:757-807.

1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. *Verh. Deut. Zool. Ges., Köln, 1933*, 19-83.

1934. *Kurze Anweisung für zoologische-systematische Studien* (Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig).

1936. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. *Arch. Naturg.* (N. F.) 5:317-363.

1938. Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht? *Arch. Naturg.* (N. F.) 7:364-389.

1939. Klimatische Auslese von Grössenvarianten. *Arch. Naturg.* (N. F.) 8:89-129.

1940. Die ganzheitliche Auswirkung der Grössenauslese am Vogelskelett. *J. Ornithol.* 88:373-388.

1943. Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von Carabus-Formen. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 76:103-170.

1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre* (1st ed.; Enke, Stuttgart).

1948. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren. *Zool. Jahrb. (Physiol.)* 61:337-450.
1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre* (2nd ed.; Enke, Stuttgart.)
1959. *Homo sapiens. Vom Tiere zum Halbgott* (Vandenhoeck and Ruprecht, Göttingen).
1960a. *Evolution above the species level* (Columbia University Press, New York).
1960b. [Discussion comment.] *Zool. Anz., Suppl.* 23:63.

Reynoldson, T. B.
1948. British species of *Polycelis* (Platyhelminthes). *Nature* 162:620.
1956. The population dynamics of host specificity in *Urceolaria mitra* (Peritricha) epizoic on freshwater triclads. *J. Animal Ecol.* 25:127-143.

Richards, O. W.
1927. Sexual selection and allied problems in the insects. *Biol. Rev.* 2:298-364.

Ricker, W. E.
1938. "Residual" and Kokanee salmon in Cultus Lake. *J. Fish. Research Bd. Canada* 4:192-218.
1940. On the origin of Kokanee, a freshwater type of sockeye salmon. *Trans. Roy. Soc. Canada, Biol. Sci.* (3) 34:121-135.

Riech, E.
1937. Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen über die Süsswassermollusken Papuasiens und Melanesiens. *Arch. Naturg.* (N. F.) 6:37-153.

Riley, H. P.
1952. Ecological barriers. *Amer. Nat.* 86:23-32.

Ripley, S. D.
1942. A revision of the kingfishers, *Ceyx erithacus* and *rufidorsus*. *Zoologica* 27:55-59.
1949. Avian relicts and double invasions in peninsular India and Ceylon. *Evolution* 3:150-159.
1959. Character displacement in Indian nuthatches *(Sitta)*. *Postilla, Yale Peabody Mus.*, No. 42:1-11.
1961. Aggressive neglect as a factor in interspecific competition in birds. *Auk* 78:366-371.

Ripley, S. D., and H. Birkhead
1942. Birds collected during the Whitney South Sea expedition 51. On the fruit pigeons of the *Ptilinopus purpuratus* group. *Amer. Mus. Novitates*, No. 1192:1-14.

Rizki, M. T. M.
1951. Morphological differences between two sibling species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 37:156-159.

Roberts, J. A. Fraser
1957. Blood groups and susceptibility to disease: a review. *Brit. J. Prev. Social Med.* 11:107-125.

Robertson, A.
1955. Selection in animals: synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:225-229.

Robertson, F. W., and E. C. Reeve
1952a. Heterozygosity, environmental variation and heterosis. *Nature* 170:296.
1952b. Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* 50:414-448.

Robertson, W. R. B.
1916. Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigidae and Acrididae. V-shaped chromosomes and their significance in Acrididae, Locustidae and Gryllidae: chromosomes and variation. *J. Morphol.* 27:179-331.

Robinson, J. T.
1955. Further remarks on the relationship between "Meganthropus" and Australopithecines. *Amer. J. Phys. Anthropol.* (n. s.) 13:429-445.

Robson, G. C., and O. W. Richards
1936. *The variations of animals in nature* (Longmans, Green, London).

Rodgers, T. L., and H. S. Fitch
1947. Variation in the skinks (Reptilia: Lacertilia) of the *skiltonianus* group. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 48:169-220.

Roe, A., and G. G. Simpson (eds.)
1958. *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven).

Rogers, W. P.
1962. *The nature of parasitism; the relationship of some metazoan parasites to their hosts* (Academic Press, New York).

Romanes, G. J.
1897. *Darwin, and after Darwin.* (Open Court, Chicago), vol. 3.

Romer, A. S.
1946. The early evolution of fishes. *Quart. Rev. Biol.* 21:33-69.
1957. Origin of the amniote egg. *Sci. Monthly* 85:57-63.
1958. Phylogeny and behavior with special reference to vertebrate evolution. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 48-75.

Rosen, D. E.
1960. Middle-American poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.* 5:57-242.

Rosen, D. E., and M. Gordon
1953. Functional anatomy and evolution of male genitalia in poeciliid fishes. *Zoologica* 38:1-47.

Rosin, S., J. K. Moor-Jankowski, and M. Schneeberger
1958. Die Fertilität im Bluterstamm von Tenna (Hämophilie B). *Acta Genet.* 8:1-24.

Ross, H. H.
1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. *Evolution* 11:113-129.
1958. Evidence suggesting a hybrid origin for certain leahfopper species. *Evolution* 12:337-446.

Roth, L. M.
1948. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *Amer. Midl. Nat.* 40:265-352.
Roth, L. M., and E. R. Willis
1952. A study of cockroach behavior. *Amer. Midl. Nat.* 47:66-129.
1954. The reproduction of cckroaches. *Smithsonian Misc. Coll.* 122:1-49.
Rothfels, K. H.
1956. Black flies: siblings, sex, and species groupings. *J. Heredity* 47:113-122.
Rothschild, W., E. Harter, and K. Jordan
1894. Note of the editors. *Novit. Zool.* 1:1.
Rozeboom, L. E.
1952. The significance of Anopheles species complexes in problems of disease transmission and control. *J. Econ. Entomol.* 45:222-226.
Rudd, R. L.
1955. Population variation and hybridization in some Californian shrews. *Systematic Zool.* 4:21-34.
Ruibal, R.
1955. A study of altitudinal races in *Rana pipiens*. *Evolution* 9:322-338.
1957. An altitudinal and latitudinal cline in *Rana pipiens*. *Copeia*, No. 3:212-221.
1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15:98-111.
Ruiter, L. de
1955. Countershading in caterpillars, an analysis of its adaptive significance. *Arch. Néerl. Zool.* 11:285-341.
1958. Natural selection in *Cepaea nemoralis*. *Arch. Néerl. Zool.* 12:571-573.
Rümmler, H.
1938. Die Systematik und Verbreitung der Muriden Neuguineas. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 23:1-298.
Runnström, S.
1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *Bergens Mus. Årbok*, No. 2:1-67.
1929. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. *Bergens Mus. Årbok*, No. 10:1-46.
1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. *Bergens. Mus. Årbok*, No. 3:1-36.
Russell, W. L.
1951. X-ray-induced mutations in mice. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16:327-336.

Ryan, F. J.
1953. Natural selection in bacterial populations. *Atti VI Congr. Intern. Microbiol. Roma* 1:649-657.
Saccà, G.
1952. Variabilità fenotipica in *Musca domestica* L. *Boll. Zool.* 19:293-296.
1953. Contributo alla conoscenza tassonomica del "gruppo" *domestica* (Diptera, Muscidae). *Rend. Ist. Sup. Sanità* 16:442-464.
1956. Speciation in the house-fly. I. Recent views on the taxonomic problem (Diptera, Muscidae gen. *Musca*). *Selected Sci. Papers Ist. Sup. Sanità* 1:141-154.
1957. Ricerche sulla speciazione nelle mosche domestiche. IV. Esperienze sull' isolamento sessuale fra le sub-specie di *Musca domestica* L. *Rend. Ist. Sup. Sanità* 20:702-712.
1958. Ricerche sulla speciazione nelle mosche domestiche. VI. Ibridismo naturale e ibridismo sperimentale fra le subspecie di *Musca domestica* L. *Rend. Ist. Sup. Sanità* 21:1170-1184.
Saccà, G., and L. Rivosecchi
1958. Ricerche sulla speciazione nelle mosche domestiche. V. L'areale di distribuzione delle subespecie di *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae). *Rend. Ist. Sup. Sanità* 21:1149-1169.
Sachs, H.
1950. Die Nematodenfauna der Rinderexkremente. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 79: 209-272.
Sachs, L.
1952. Polyploid evolution and mammalian chromosomes. *Heredity* 6:357-364.
Sadoglu, P.
1957. Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. *Verh. Deut. Zool. Ges., Graz, 1957*, 432-439.
Sager, R., and F. J. Ryan
1961. *Cell heredity.* (Wiely, New York.)
Sailer, R. I.
1954. Interspecific hybridization among insects with a report on cross-breeding experiments with stink bugs. *J. Econ. Entomol.* 47:377-383.
Salmon, J. T.
1955. Parthenogenesis in New Zealand stick insects. *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 82:1189-1192.
Salomonsen, F.
1931. Diluviale Isolation und Artbildung. *Proc. VII Intern. Ornithol. Congr., Amsterdam, 1930*, 413-438.
1949. The European hybrid-population of the great gray shrike *(Lanius excubitor* L.). *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.* 111:149-161.
1950-1951. *The birds of Greenland* (Ejnar Munksgaard, Copenhagen).
1951. The immigration and breeding of the fieldfare *(Turdus pilaris* L.) in

Greenland. *Proc. Xth Intern. Ornithol. Congr. Uppsala, 1950*, 515-526.
1955. The evolutionary significance of bird-migration. *Dan. Biol. Medd.* 22:1-62.

Sammalisto, L.
1956. Secondary intergradation of the blue-headed and grey-headed wagtails *(Motacilla f. flava* L. and *Motacilla f. thunbergi* Billb.) in South Finland. *Ornis Fenn.* 33:1-19.

Sandler, L., and E. Novitski
1957. Meiotic drive as an evolutionary force. *Amer. Nat.* 91:105-110.

Sandler, L., Y. Hiraizumi, and I. Sandler
1959. Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster.* I. The cytogenetic basis of segregation-distortion. *Genetics* 44:233-250.

Sarasin, F., and P. Sarasin
1899. *Die Landmollusken von Celebes* (Kreidel, Wiesbaden).

Sauter, W.
1956. Morphologie und Systematik der schweizerischen *Solenobia*-Arten (Lep. Psychidae). *Rev. Suisse Zool.* 63:451-544.

Savage, J. M.
1958. The concept of ecologic niche, with reference to the theory of natural coexistence. *Evolution* 12:111-121.

Savile, D. B. O.
1960. Limitations of the competitive exclusion principle. *Science* 132:1761.

Schaeffer, B.
1948. The origin of a mammalian ordinal character. *Evolution* 2:164-175.
1952. Rates of evolution in the coelacanth and dipnoan fishes. *Evolution* 6:101-111.
1956. Evolution in the subholostean fishes. *Evolution* 10:201-212.

Schaller, F., and H. Schwalb
1961. Attrappenversuche mit Larven und Imagines einheimischer Leuchtkäfer (Lampyrinae). *Zool. Anz., Suppl.* 24:154-166.

Schilder, F. A.
1952. *Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre)* (Gustav Fischer, Jena).

Schindewolf, O. H.
1936. *Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik* (Borntraeger, Berlin).
1950a. *Grundfragen der Paläontologie* (Schweizerbart, Stuttgart).
1950b. *Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie* (Schweizerbart, Stuttgart).

Schlegel, H.
1844. *Kritische Ubersicht der europäischen Vögel* (Arnz u. Comp., Leiden).

Schlieper, C.
1957. Comparative study of *Asterias rubens* and *Mytilus edulis* from the North Sea and the western Baltic Sea. *L'Ann. Biol.* 33:117-127.

Schlosser, M.
1901. Die menschenähnlichen Zähne aus dem Bohnerz der schwäbischen Alb. *Zool. Anz.* 24:261-271.

Schmalhausen, I. I.
1949. *Factors of evolution; the theory of stabilizing selection* (Blakiston, Philadelphia).

Schmidt, J.
1918. Racial studies in fishes I. Statistical investigations with *Zoarces viviparus* L. *J. Genet.* 7:105-118.

Schmidt, K. P.
1950. The concept of geographic range. *Texas. J. Sci.* 2:326-334.

Schmidt, R. S.
1955a. The evolution of nest-building behavior in *Apicotermes* (Isoptera). *Evolution* 9:157-181.
1955b. Termite *(Apicotermes)* nests-important ethological material. *Behaviour* 8:344-356.
1958. The nest of *Apicotermes trägårdhi* (Isoptera) — new evidence on the evolution of nest-building. *Behaviour* 12:76-94.

Schnakenbeck, W.
1931. Zum Rassenproblem bei den Fischen. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 21:409-556.

Schneirla, T. C.
1957. A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. *Insectes Sociaux* 4:259-298.

Schnetter, M.
1951. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. *Zool. Anz., Suppl.* 15:192-206.

Schnitter, H.
1922. Die Najaden der Schweiz. *Z. Hydrol.* 2 (suppl.):1-200.

Scholander, P. F.
1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9:15-26.

Schoof, H. F., R. E. Siverly, and J. A. Jensen
1952. House fly dispersion studies in Metropolitan areas. *J. Econ. Entomol.* 45:675-683.

Schrader, F., and S. Hughes-Schrader
1956. Polyploidy and fragmentation in the chromosomal evolution of various species of *Thyanta* (Hemiptera). *Chromosoma* 7:469-496.

Schreider, E.
1950. Geographical distribution of the body-weight/body-surface ratio. *Nature* 165:286.
1957. Ecological rules and body-heat regulation in man. *Nature* 179:915-916.

Schultz, A. H.
1944. Age changes and variability in gibbons. *Amer. J. Phys. Anthropol.* (n. s.) 2:1-129.
1947. Variability in man and other primates. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 5:1-14.

Schultz, J., and H. Redfield
1951. Interchromosomal effects on crossing over in Drosophila. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16:175-197.

Schultz, R. J.
1961. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Evolution* 15:302-325.

Schuster, O.
1950. Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. *Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges.*, No. 482:1-89.

Schwarz, M.
1956. Über die Variationsbreite der Camargue-Schafstelzen (*Motacilla flava*) und die Schafstelzen-Einwanderung in die Schweiz. *Ornithol. Beob.* 53:61-72.

Scossiroli, R. E.
1954. Effectiveness of artificial selection under irradiation of plateaued populations of *Drosophila melanogaster*. *I. U. B. S. Symp. Genet. Population Structure, Pavia, 1953*, 42-66.

Sedlmair, H.
1956. Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.). *Biol. Zentr.* 75:281-313.

Seebohm, H.
1888. *The geographical distribution of the family Charadriidae* (Henry Sotheran, London).

Seiler, J.
1946. Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (Psychidae) in der Schweiz. *Rev. Suisse Zool.* 53:529-533.
1961. Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). III. *Z. Vererb.- Lehre* 92:261-316.

Seiler, J., and O. Puchta
1956. Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychidae), Verhalten bei Artkreuzungen und F_1-Resultate. *Roux' Arch. Entwicklungs.* 149:115-246.

Seitz, A.
1951. Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen *Z. Tierpsychol.* 6:202-255.

Selander, R. K., and D. R. Giller
1959a. Sympatry of the jays *Cissilopha beecheii* and *C. san-blasiana* in Nayarit. *Condor* 61:52.
1959b. Interspecific relations of woodpeckers in Texas. *Wilson Bull.* 71:107-124.
1961. Analysis of sympatry of great-tailed and boat-tailed grackles. *Condor* 63:29-86.

Semenov-Tian Shansky, A.
1910. *Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen* (Friedländer, Berlin).

Semper, K. G.
1881. *Animal life as affected by the natural conditions of existence* (Appleton, New York).

Sengün, A.
1944. Experimente zur sexuell-mechanischen Isolation. *Rev. Fac. Sci. Istanbul* (B) 9:239-253.

Serventy, D. L.
1951. Inter-specific competition on small islands. *Western Austral. Nat.* 3:59-60.
1953. Some speciation problems in Australian birds. *Emu* 53:131-145.

Setzer, H. W.
1949. Subspeciation in the kangaroo rat, *Dipodomys ordii*. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.* 1:473-573.

Sewertzoff, A. N.
1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution* (Gustav Fischer, Jena).

Shapiro, H. L.
1929. Descendants of the mutineers of the bounty. *Mem. Bishop Mus., Honolulu* 2:1-106.

Shapley, H. (ed.)
1953. *Climatic change: evidence, causes, and effects* (Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts).

Sharpe, R. B.
1909. *A handlist of the genera and species of birds* (British Museum, London), vol. 5.

Shaw, R. F.
1959. Equilibrium for the sex ratio factor in *Drosophila pseudoobscura*. *Amer. Nat.* 93:385-386.
1961. The effect of polygamy and infanticide on the sex-ratio. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 19:79-83.

Sheppard, P. M.
1951a. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 5:125-134.
1951b. A quantitative study of two populations of the moth, *Panaxia dominula*. *Heredity* 5:349-378.
1952a. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 6:233-238.
1952b. A note on non-random mating in the moth *Panaxia dominula* (L.). *Heredity* 6:239-241.
1953a. Polymorphism and population studies. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, No. 7:274-289.
1953b. Polymorphism, linkage and the blood groups. *Amer. Nat.* 87:283-294.
1958. *Natural selection and heredity* (Hutchinson, London).
1961. Some contributions to populations genetics resulting from the study of the Lepidoptera. *Adv. Genet.* 10:165-216.

Shideler, W. H.
1952. Paleontology and evolution. *Ohio J. Sci.* 52:177-186.

Shorten, M.
1954. *Squirrels* (Collins, London).
Shull, A. F.
1946. The form of the chitinous male genitalia in crosses of the species *Hippodamia quinquesignata* and *H. convergens*. *Genetics* 31:291-303.
1949. Extent of genetic differences between species of *Hippodamia* (Coccinellidae). *Proc. 8th Intern. Congr. Genet. (Hereditas, Suppl. vol., 1949)*, 417-428.
Shultz, F. T., and W. E. Briles
1953. The adaptive value of blood group genes in chickens. *Genetics* 38:34-50.
Sibley, C. G.
1950. Species formation in the red-eyed towhees of Mexico. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 50:109-194.
1954a. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico. *Evolution* 8:252-290.
1954b. The contribution of avian taxonomy. *Systematic Zool.* 3:105-110.
1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59:166-191.
1959. Hybridization in birds: taxonomic and evolutionary implications. *Bull. British Ornithol. Club* 79:154-158.
1961. Hybridization and isolating mechanisms. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 69-88.
Sibley, C. G., and L. L. Short, Jr.
1959. Hybridization in the buntings *(Passerina)* of the Great Plains. *Auk* 76:443-463.
Sibley, C. G., and D. A. West
1958. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico: the eastern plateau populations. *Condor* 60:85-104.
Silas, E. G.
1956. Speciation among the freshwater fishes of Ceylon. *Bull. No. VII, Nat. Inst. Sci. India, New Delhi,* 248-259.
Simmons, K. E. L.
1951. Interspecific territorialism. *Ibis* 93:407-413.
Simons, E. L.
1961. The phyletic position of *Ramapithecus*. *Postilla, Yale Peabody Mus.*, No. 57:1-9.
Simpson, G. G.
1940. Mammals and land bridges. *J. Wash. Acad. Sci.* 30:137-163.
1941. The role of the individual in evolution. *J. Wash. Acad. Sci.* 31:1-20.
1943. Criteria for genera, species and subspecies in zoology and paleozoology. *Ann. New York Acad. Sci.* 44:170-177.
1944. *Tempo and mode in evolution* (Columbia University Press, New York).
1947. The problem of plan and purpose in nature. *Sci. Monthly* 64:481-495.
1949. *The meaning of evolution* (Yale University Press, New Haven).

1950. History of the fauna of Latin American. *Amer. Sci.* 38:361-389.
1951a. Some principles of historical biology bearing on human origins. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 15:55-66.
1951b. The species concept. *Evolution* 5:285-298.
1952a. Probabilities of dispersal in geologic time. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 99:163-176.
1952b. How many species? *Evolution* 6:342.
1953a. *The major features of evolution* (Columbia University Press, New York).
1953b. The Baldwin effect. *Evolution* 7:110-117.
1959a. The nature and origin of supraspecific taxa. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:255-271.
1959b. Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. *Evolution* 13:405-414.
1960a. The history of life. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 117-180.
1960b. The world into which Darwin led us. *Science* 131:966-974.
1960c. Man's evolutionary future. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 88:125-134.
1961. *Principles of animal taxonomy* (Columbia University Press, New York).
Sims, R. W.
1959. The *Ceyx erithacus* and *rufidorsus* species problem. *J. Linn. Soc. London, Zool.* 44:212-221.
Sinnott, E. D., L. C. Dunn, and Th. Dobzhansky
1958. *Principles of genetics* (McGraw-Hill, New York).
Skellam, J. G.
1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218.
Skutch, A. F.
1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-455.
1951. Congeneric species of birds nesting together in Central America. *Condor* 53:3-15.
Smith, S. G.
1949. Evolutionary changes in the sex chromosomes of Coleoptera. I. Wood borers of the genus *Agrilus*. *Evolution* 3:344-357.
1953. Reproductive isolation and the integrity of two sympatric species of *Choristoneura* (Lepidoptera: Tortricidae). *Canad. Entomol.* 85:141-151.
1954. A partial breakdown of temporal and ecological isolation between *Choristoneura* species (Lepidoptera: Tortricidae). *Evolution* 8:206-224.
1960. Cytogenetics of insects. *Ann. Rev. Entomol.* 5:69-84.
Snow, D. A.
1954a. Trends in geographical variation in palaearctic members of the genus *Parus*. *Evolution* 8:19-28.
1954b. The habitats of Eurasian tits *(Parus* spp). *Ibis* 96:565-585.

Sokal, R. R.
1959. A morphometric analysis of strains of *Drosophila melanogaster* differing in DDT-resistance. *J. Kansas Entomol. Soc.* 32:155-172.
Sokal, R. R., and P. E. Hunter
1954. Reciprocal selection for correlated quantitative characters in *Drosophila. Science* 119:649-651.
Sokal, R. R., and T. Hiroyoshi
1959. The supposed correlation between the ratio X_5 and DDT-resistance in house flies. *J. Econ. Entomol.* 52:1077-1080.
Sokoloff, A.
1955. Competition between sibling species of the *pseudoobscura* subgroup of *Drosophila. Ecol. Monographs* 25:387-409.
1957. [Discussion on competition in *Drosophila.*] *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:268-270.
Sonneborn, T. M.
1938. Mating types in *Paramecium aurelia:* diverse conditions for mating in different stocks, occurrence, number, and interrelations of the types. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 79:411-434.
1957. Breeding systems, reproductive methods, and species problems in protozoa. In E. Mayr, ed., *The species problem* (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50), 155-324.
Southern, H. N.
1939. The status and problem of the bridled guillemot. *Proc. Zool. Soc. London* (A) 109:31.
1954. Mimicry in cuckoos' eggs. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 218-232.
Spassky, B.
1957. Morphological differences between sibling species of *Drosophila. Univ. Texas Publ.*, No. 5721:48-61.
Spassky, B., N. Spassky, H. Levene, and Th. Dobzhansky
1958. Release of genetic variability through recombination. I. *Drosophila pseudoobscura. Genetics* 43:844-867.
Spencer, W. P.
1944. Iso-alleles at the bobbed locus in *Drosophila hydei* populations. *Genetics* 29:520-536.
1947a. Mutations in wild populations in *Drosophila. Adv. Genet.* 1:359-402.
1947b. Genetic drift in a population of *Drosophila immigrans. Evolution* 1:103-110.
Spiess, E. B.
1959. Release of genetic variability through recombination. II. *Drosophila persimilis. Genetics* 44:43-58.
1961. Chromosomal fitness changes in experimental populations of *Drosophila persimilis* from Timberline in the Sierra Nevada. *Evolution* 15:340-351.
Spiess, E. B., and A. C. Allen
1961. Release of genetic variability through recombination. VII. Second and third chromosomes of *Drosophila melanogaster. Genetics* 46:1531-1553.

Spiess, E. B., and B. Langer
1961. Chromosomal adaptive polymorphism in *Drosophila persimilis.* III. Mating propensity of homokaryotypes. *Evolution* 15:535-544.
Spieth, H. T.
1941. Taxonomic studies on the Ephemeroptera. II. The genus *Hexagenia. Amer. Midl. Nat.* 26:233-280.
1947. Taxonomic studies on the Ephemeroptera. IV. The genus *Stenonema. Ann. Entomol. Soc. Amer.* 40:87-122.
1949. Sexual behavior and isolation in *Drosophila.* II. The interspecific mating behavior of species of the *willistoni* group. *Evolution* 3:67-81.
1951. Mating behavior and sexual isolation in the *Drosophila virilis* species group. *Behaviour* 3:105-145.
1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 99:399-474.
1958. Behavior and isolating mechanisms. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 363-389.
Spieth, H. T., and T. C. Hsu
1950. The influence of light on the mating behavior of seven species of the *Drosophila melanogaster* species group. *Evolution* 4:316-325.
Spofford, J. B.
1956. The relation between expressivity and selection against eyeless in *Drosophila melanogaster. Genetics* 41:938-959.
Spring, A. F.
1838. *Über die naturhistorischen Begriffe von Gattung, Art und Abart und über die Ursachen der Abartungen in den organischen Reichen* (Friedrich Fleischer, Leipzig).
Spuhler, J. N.
1959. Physical anthropology and demography. In P. M. Hauser and O. D. Duncan, eds., *The study of population* (University of Chicago Press, Chicago), 728-758.
Spurway, H.
1949. Remarks on Vavilov's law of homologous variation. *Ricerca Sci., Suppl.*, 18-24.
1953. Genetics of specific and subspecific differences in European newts. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, No. 7:200-237.
1955. The sub-human capacities for species recognition and their correlation with reproductive isolation. *Acta XI Congr. Intern. Ornithol., Basel, 1954*, 340-349.
1957. Hermaphroditism with self-fertilization, and the monthly extrusion of unfertilized eggs, in the viviparous fish *Lebistes reticulatus. Nature* 180:1248-1251.
Spurway, H., and H. G. Callan
1960. The vigour and male sterility of hybrids between the species *Triturus vulgaris* and *T. helveticus. J. Genetics* 57:84-118.

Spurway, H., and J. B. S. Haldane
1953. The comparative ethology of vertebrate breathing. I. Breathing in newts, with a general survey. *Behaviour* 6:8-34.

Srb, A. M., and R. D. Owen
1952. *General genetics* (Freeman, San Francisco).

Stadler, L. J.
1954. The gene. *Science* 120:811-819.

Staiger, H.
1954. Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier *Purpura lapillus* in Beziehung zur Ökologie der Art. *Chromosoma* 6:419-478.

Staiger, H., and Ch. Bocquet
1954. Cytological demonstration of female heterogamety in isopods. *Experientia* 10:64-66.

Stalker, H. D.
1960. Chromosomal polymorphism in *Drosophila paramelanica* Patterson. *Genetics* 45:95-114.
1961. The genetic systems modifying meiotic drive in *Drosophila paramelanica*. *Genetics* 46:117-202.

Stalker, H. D., and H. L. Carson
1947. Morphological variation in natural populations of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* 1:237-248.
1948. An altitudinal transect of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* 2:295-305.

Standfuss, M.
1896. *Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler* (Gustav Fischer, Jena).

Starck, D.
1960. Das Cranium eines Schimpansenfetus (*Pan troglodytes* [Blumenbach 1799]) von 71 mm SchStlg., nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten. *Morphol. Jahrb.* 100:559-647.
1962. *Der heutige Stand des Fetalisationsproblems* (Paul Parey, Hamburg and Berlin).

Stauber, L. A.
1950. The problem of physiological species with special reference to oysters and oyster drills. *Ecology* 31:109-118.

Stebbins, G. L., Jr.
1942. The genetic approach to problems of rare and endemic species. *Madroño* 6:241-258.
1950. *Variation and evolution in plants* (Columbia University Press, New York).
1952. Organic evolution and social evolution. *Idea and Experiment* 11:3-7.
1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:231-251.
1960. The comparative evolution of genetic systems. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 197-226.

Stebbins, R. C.
1949. Speciation in salamanders of the Plethodontid genus *Ensatina*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 48:377-526.
1957. Intraspecific sympatry in the lungless salamander *Ensatina eschscholtzi*. *Evolution* 11:265-270.

Stebbins, R. C., and H. B. Robinson
1946. Further analysis of a population of the lizard *Sceloporus graciosus gracilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 48:149-168.

Steere, J. B.
1894. On the distribution of genera and species of non-migratory landbirds in the Philippines. *Ibis* 6:411-420.

Stegmann, B.
1935. Unterschiede im oekologischen Verhalten als taxonomisches Kriterium. *Ornithol. Monatsber.* 43:17-21.

Stehr, G.
1959. Hemolymph polymorphism in a moth and the nature of sex-controlled inheritance. *Evolution* 13:537-560.

Stein, G. H. W.
1950. Grössenvariabilität und Rassenbildung bei *Talpa europaea* L. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 79:321-349.
1951. Populationsanalytische Untersuchungen am europäischen Maulwurf. II. Über zeitliche Grössenschwankungen. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 79:567-590.
1958. Über den Selektionswert der Simplex-Zahnform bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). *Zool. Jahrb. (Syst.)* 86:27-34.
1959. Ökotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 35:5-43.
1960. Schädelallometrien und Systematik bei altweltlichen Maulwürfen (Talpinae). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 36:1-48.

Stein, R. C.
1958. The behavioral, ecological and morphological characters of two populations of the alder flycatcher, *Empidonax traillii* (Audubon). *New York State Mus. Bull.* 37:1-63.

Steinbacher, G.
1948. Der Einfluss der Eiszeit auf die europäische Vogelwelt. *Biol. Zentr.* 67:444-456.

Steiner, H.
1952. Vererbungsstudien an Vogelbastarden. III. Die Kreuzung *Amauresthes fringilloides* (Lafr.) × *Spermestes nigriceps* Cass. innerhalb des Formenkreises der Spermestinae; eine art- oder gattungsmässige Kreuzung? *Arch. Julius Klaus-Stiftung* 27:119-137.
1956. Gedanken zur Initialgestaltung der Chordaten. *Rev. Suisse Zool.* 63:330-341.
1958. Artspezifische Merkmalsphänokopien bei australischen Prachtfinken, Spermestidae, insbesondere beim Zebrafinken, *Taeniopygia castanotis* Gould. *Arch. Julius Klaus-Stiftung* 38:62-70.

Steinmann, P.
1952. Polytypie und intraspezifische Evolution bei Süsswassertieren. *Schweiz. Z. Hydrol.* 14:313-332.
Stephens, S. G.
1950. The genetics of 'Corky.' II. Further studies on its genetic basis in relation to the general problem of interspecific isolating mechanisms. *J. Genet.* 50:9-20.
Stephens, S. G., M. M. Green, E. B. Lewis, J. R. Laughnan, and C. Stormont
1955. Pseudoallelism and the theory of the gene. *Amer. Nat.* 89:65-122.
Stern, C.
1936. Interspecific sterility. *Amer. Nat.* 70:123-142.
1958. Selection for subthreshold differences and the origin of pseudo-exogenous adaptations. *Amer. Nat.* 92:313-316.
1959. Variation and hereditary transmission. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:183-189.
1960. *Principles of human genetics* (2nd ed.; Freeman, San Francisco and London).
Stern, C., and E. W. Schaeffer
1943. On wild-type iso-alleles in *Drosophila melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sci.* 29:361-367.
Steven, D. M.
1953. Recent evolution in the genus *Clethrionomys. Symp. Soc. Exptl. Biol.* No. 7:310-319.
Stickel, L. F.
1950. Populations and home range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecol. Monographs* 20:351-378.
Stone, F. L.
1947. Notes on two darters of the genus *Boleosoma. Copeia,* No. 1:92-96.
Stone, W. S.
1942. Heterosis in *Drosophila hydei. Univ. Texas Publ.,* No. 4228:16-22.
1955. Genetic and chromosomal variability in *Drosophila. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:256-270.
1962. The dominance of natural selection and the reality of superspecies (species groups) in the evolution of *Drosophila. Univ. Texas Publ.,* No. 6205:507-537.
Stone, W. S., W. C. Guest, and F. D. Wilson
1960. The evolutionary implications of the cytological polymorphism and phylogeny of the *virilis* group of *Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci.* 46:350-361.
Stone, W. S., and F. D. Wilson
1958. Genetic studies of irradiated natural populations of *Drosophila.* II. 1957 tests. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44:565-575.
Storey, H. H.
1932. The inheritance by an insect vector of the ability to transmit a plant virus. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 112:46-60.

Storr, G. M.
1958. Are marsupials "second-class" mammals? *Western Austral. Nat.* 6:179-183.
Strenzke, K.
1959. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. *Arch. Hydrobiol.* 56:1-42.
1960. Die systematische und ökologische Differenzierung der Gattung *Chironomus. Ann. Entomol. Fenn.* 26:111-138.
Stresemann, E.
1919. Über die europäischen Baumläufer. *Verh. Ornithol. Ges. Bayern* 14:39-74.
1926. Übersicht über die "Mutationsstudien" und ihre wichtigsten Ergebnisse. *J. Ornithol.* 74:377-385.
1927-1934. *Aves* (Walter de Gruyter, Berlin and Leipzig).
1936. Zur Frage der Artbildung in der Gattung *Geospiza. Orgaan Club Ned. Vogelk.* 9:13-21.
1939. Die Vögel von Celebes. *J. Ornithol.* 88:1-135, 389-487.
1943. Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. *J. Ornithol.* 91:305-328.
1948. Nachtigall und Sprosser: ihre Verbreitung und Ökologie. *Ornithol. Ber.* 1:193-222.
1951. *Die Entwicklung der Ornithologie* (Peters, Berlin).
Stresemann, E., and N. W. Timoféeff-Ressovsky
1947. Artentstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus. Biol. Zentr.* 66:57-76.
Stubbe, H., and K. Pirschle
1940. Über einen monogen bedingten Fall von Heterosis bei *Antirrhinum majus. Ber. Deut. Bot. Ges.* 58:546-558.
Stumm-Zollinger, E. and E. Goldschmidt
1959. Geographical differentiation of inversion systems in *Drosophila subobscura. Evolution* 13:89-98.
Sturtevant, A. H.
1929. The genetics of *Drosophila simulans. Carnegie Inst. Wash. Publ.,* No. 399:1-62.
1938. Essays on evolution. III. On the origin of interspecific sterility. *Quart. Rev. Biol.* 13:333-335.
1942. The classification of the genus *Drosophila,* with description of nine new species. *Univ. Texas Publ.,* No. 4213:5-51.
Suchetet, A.
1897. *Des hybrides à l'état sauvage* (Baillière et Fils, Paris), vol. 1, Classe des oiseaux.
Sumner, F. B.
1909. Some effects of external conditions upon the white mouse. *J. Exptl. Zool.* 7:97-155.
1932. Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer-mice *(Peromyscus). Biblio. Genet.* 9:1-106.
1934. Does "protective coloration" protect? Results of some experiments with fishes and birds. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 20:559-564.

1935. Studies of protective color change. III. Experiments with fishes both as predators and prey. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 21:345-353.

Suomalainen, E.
1941. Vererbungsstudien and der Schmetterlingsart *Leucodonta bicoloria. Hereditas* 27:313-318.
1950. Parthenogenesis in animals. *Adv. Genet.* 3:193-253.
1958. On polyploidy in animals. *Proc. Finnish Acad. Sci. Letters 1958:* 1-15.
1961. On morphological differences and evolution of different polyploid parthenogenetic weevil populations. *Hereditas* 47:309-341.

Sutton, G. M.
1938. Oddly plumaged orioles from western Oklahoma. *Auk* 55:1-6.

Svärdson, G.
1945. Chromosome studies on Salmonidae. *Medd. St. undersökn.- o. försöksanst. f. sötvattensfisket* Nr. 23:1-151.
1949a. The Coregonid problem. I. Some general aspects of the problem. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm,* No. 29:89-101.
1949b. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1:157-174.
1950. The Coregonid problem. II. Morphology of two Coregonid species different environments. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm,* No. 31:151-162.
1952. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gillrakers. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm,* No. 33:204-232.
1957. The Coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades. *Inst. Freshwater Research, Drottningholm,* No. 38:267-356.
1961. Young sibling fish species in northwestern Europe. In. W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 498-513.

Swan, E. F.
1953. The Strongylocentrotidae (Echinoidea) of the northeast Pacific. *Evolution* 7:269-273.

Sweadner, W. R.
1937. Hybridisation and the phylogeny of the genus *Platysamia. Ann. Carnegie Mus.* 25:163-242.

Sylvester-Bradley, P. D.
1951. The subspecies in palaeontology. *Geol. Mag.* 88:88-102.
1956. ed., *The species concept in palaeontology* (Syst. Assoc. Publ. No. 2), 1-145.

Syme, P. D., and D. M. Davies
1958. Three new Ontario black flies of the genus *Prosimulium* (Diptera: Simuliidae). I. Descriptions, morphological comparisons with related species, and distribution. *Canad. Entomol.* 90:697-719.

Tadini, G. V.
1958. Il probabile significato biologico della monogenia. *Rend. Accad. Naz. Lincei* 24:562-566.

Talbot, M.
1934. Distribution of ant species in the Chicago region, with reference to ecological factors and physiological toleration. *Ecology* 15:416-439.

Tan, C. C.
1946. Genetics of sexual isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis. Genetics* 31:558-573.

Tåning, Å. V.
1952. Experimental study of meristic characters in fishes. *Biol. Rev.* 27:169-193.

Tantaway, A. O., and E. C. R. Reeve
1956. Studies on quantitative inheritance. IX. The effects of inbreeding at different rates in *Drosophila melanogaster. Z. ind. Abst.- u. Vererb.* 87:648-667.

Tax, S. (ed.)
1960a. *Evolution after Darwin* (University of Chicago Press, Chicago), vol. 1, The evolution of life.
1960b. *Evolution after Darwin* (University of Chicago Press, Chicago), vol. 2, The evolution of man.

Taylor, W. P.
1934. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum. *Ecology* 15:374-379.

Teissier, G.
1954. Conditions d'équilibre d'un couple d'allèles et supériorité des hétérozygotes. *Compt. Rend.* 238:621-623.
1958. Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Génét.* 1:2-10.

Terman, L. M., and M. H. Oden
1959. *The gifted group at mid-life* (Stanford University Press, Stanford).

Terzaghi, E., and D. Knapp
1960. Pattern of chromosome variability in *Drosophila pseudoobscura. Evolution* 14:347-350.

Test, A. R.
1945. Ecology of California *Acmaea. Ecology* 26:395-405.
1946. Speciation in limpets of the genus *Acmaea. Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.,* No. 31:1-24.

Tetley, J.
1947. Increased variability accompanying an increase in population in a colony of *Argynnis selene* (Lep. Nymphalidae). *Entomologist, London* 80:177-179.

Thoday, J. M.
1951. Evolutionary trends and classification. *Proc. Leeds Phil. Soc.* 6:1-4.
1953. Components of fitness. *Symp. Soc. Exptl. Biol.,* No. 7:96-113.
1955. Balance, heterozygosity and developmental stability. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:318-326.

Thoday, J. M., and T. B. Boam
1959. Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. *Heredity* 13:205-218.

Thoday, J. M., and J. B. Gibson
1962. Isolation by disruptive selection. *Nature* 193:1164-1166.

Thomas, H. T.
1950. Field notes on the mating habits of *Sarcophaga* Meigen (Diptera). *Proc. Roy. Entomol. Soc. London* (A) 25:93-98.
Thompson, E. Y., J. Bell, and K. Pearson
1911. A third cooperative study of *Vespa vulgaris*. Comparison of queens of a single nest with queens of the general autumn population. *Biometrika* 8:1-12.
Thompson, M. L.
1948. Studies of American fusulinids. *Paleontol. Contrib. Univ. Kansas*, No. 4 (art. 1):1-184.
Thornton, W. A.
1955. Interspecific hybridization in *Bufo woodhousei* and *Bufo valliceps*. *Evolution* 9:455-468.
Thorpe, W. H.
1928. Biological races in *Hyponomeuta padella* L. *J. Linn. Soc., Zool.* 36:621-634.
1930. Biological races in insects and allied groups. *Biol. Rev.* 5:177-212.
1939. Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 127:424-433.
1940. Ecology and the future of systematics. In J. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 341-364.
1945. The evolutionary significance of habitat selection. *J. Animal Ecol.* 14:67-70.
1956. *Learning and instinct in animals* (Methuen, London).
Thorson, G.
1936. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates, etc. *Medd. Grønland* 100:1-155.
1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25:1-45.
Thorsteinson, A. J.
1960. Host selection in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 5:193-218.
Timoféeff-Ressovsky, N. W.
1935. Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris F. Arch. Naturg.* (N. F.) 4:245-357.
1940a. Mutations and geographical variation. In J. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 73-136.
1940b. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. *Biol. Zentr.* 60:130-137.
1943. [Erbliche und oekologische Isolation.] *J. Ornithol.* 91:326-327.
Tinbergen, L.
1939. Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. Néerl. Zool.* 3:323-364.
Tinbergen, N.
1948. Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.* 60:6-61.
1951. *The study of instinct* (Clarendon Press, Oxford).

1954. The origin and evolution of courtship and threat display. In A. C. Hardy, J. S. Huxley, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process* (Allen and Unwin, London), 1-71.
1960. Behaviour, systematics, and natural selection. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 595-613.
Tinbergen, N., and A. C. Perdeck
1950. On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick *(Larus argentatus argentatus* Pont.). *Behaviour* 3:1-39.
Tomilin, A. G.
1946. Thermoregulation and the geographical races of cetaceans. *Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S.* 54:465-468.
Tonolli, V.
1949. Isolation and stability in populations of high altitude diaptomids. *Ricerca Sci., Suppl.* 19:123-127.
Tortonese, E.
1948. Variazioni fenotipiche e biologia della popolazione di *Astropecten aranciacus* (Echinodermi) del Golfo di Napoli, con riferimenti a specie congeneri. *Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino* 1:87-123.
1950. Differenziazione geografica ed ecologica negli Asteroidi. *Boll. Zool., Suppl.* 17:339-354.
Townsend, J. I., Jr.
1952. Genetics of marginal populations of *Drosophila willistoni*. *Evolution* 6:428-442.
1954. Cryptic subspeciation in Drosophila belonging to the subgenus Sophophora. *Amer. Nat.* 88:339-351.
Toxopeus, L. J.
1930. *De soort als functie van plaats en tijd* (H. J. Paris, Amsterdam).
Traylor, M. A.
1950. Altitudinal variation in Bolivian birds. *Condor* 52:123-126.
Tretzel, E.
1955. Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere* 44:43-162.
Trevor, J. C.
1953. *Race crossing in man: the analysis of metrical characters* (Cambridge University Press, London; Eugenics Lab. Mem., No. 36).
Trewavas, E.
1947. Speciation in cichlid fishes of east African lakes. *Nature* 160:96-97.
Turesson, G.
1922. The genotypic response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3:211-350.
1936. Rassenökologie und Pflanzengeographie. *Bot. Notiser* häfte 3-4:420-437.
Turrill, W. B., O. Richards, C. D. Darlington, T. M. Harris, J. S. Huxley, E. B. Ford, K. Mather, J. R. Norman, W. L. C. Lawrence, A. J. Wilmott, and J. Ramsbottom.
1942. Differences in the systematics of plants and animals and their de-

pendence on differences in structure, function and behaviour in the two groups. *Proc. Linn. Soc. London* 153:272-287.
Twitty, V. C.
1959. Migration and speciation in newts. *Science* 130:1735-1743.
1961. Experiments on homing behavior and speciation in *Taricha*. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 415-459.
Udvardy, M. F. D.
1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* 40:725-728.
Underwood, G.
1954. Categories of adaptation. *Evolution* 8:365-377.
Ursin, E.
1952. Occurrence of voles, mice, and rats (Muridae) in Denmark. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 114:217-244.
1956. Distribution and growth of the queen, *Chlamys opercularis* (Lamellibranchiata), in Danish and Faroese waters. *Med. Danmarks Fiskeri-of Havundersøgelser.* (n. s.) 1:1-32.
Utida, S.
1957. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:139-151.
Vachon, M.
1958. Scorpionidea (Chelicerata) de l'Afghanistan. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 120:121-187.
Vallée, L.
1959. Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle, hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur. × *Triturus marmoratus* Latr. *Mem. Soc. Zool. France* 31:1-95.
Vandel, A.
1940. La parthénogenèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique. *Bull. Biol. France* 74:94-100.
1947. Recherches sur la génétique et la sexualité des isopodes terrestres. X. Étude des garnitures chromosomiques de quelques espèces d'isopodes marins, dulçaquicoles et terrestres. *Bull. Biol. France* 81:154-176.
1951. Le genre *Porcellio* (Crustacés; Isopodes: Oniscoidea) évolution et systématique. *Mem. Mus. Hist. Nat., Paris* (n. s., A) 3:81-192.
1953. L'évolution considérée comme phénomène de développement. Les variations de *Phymatoniscus tuberculatus* Racovitza (Crustacé; Isopode terrestre). *Bull. Biol. France* 87:414-430.
Vanderplank, F. L.
1948. Experiments in cross-breeding tsetse-flies (Glossina species). *Ann. Trop. Med. Parasit., Liverpool* 42:131-152.
Vasseur, E.
1952. Geographic variation in the Norwegian sea-urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*. *Evolution* 6:87-100.

Vaughan, E.
1947. Time of appearance of pink salmon runs in southeastern Alaska. *Copeia* No. 1:40-50.
Vaurie, C.
1949. A revision of the bird family Dicruridae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 93:199-342.
1950. Notes on some Asiatic nuthatches and creepers. *Amer. Mus. Novitates*, No. 1472:1-39.
1951a. A study of Asiatic larks. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 97:431-526.
1951b. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. Xth Intern. Ornithol. Congr., Uppsala, 1950*, 163-166.
1952. A review of the bird genus *Rhinomyias* (Muscicapini). *Amer. Mus. Novitates*, No. 1570:1-36.
1955. Pseudo-subspecies. *Acta XI Congr. Intern. Ornithol., Basel, 1954*, 369-380.
1957. Systematic notes on Palearctic birds. No. 26. Paridae: the *Parus caeruleus* complex. *Amer. Mus. Novitates*, No. 1833:1-15.
1959. *The birds of the Paleactic fauna* (Witherby, London).
Vavilov, N. I.
1926. Studies on the origin of cultivated plants. *Bull. Appl. Bot. Plant. Breed., Leningrad* 16:1-248.
1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot.* 13:1-364.
Vecht, J. van der
1953. The carpenter bees (*Xylocopa* Latr.) of Celebes, with notes on some other Indonesian *Xylocopa* species. *Idea* 9:57-69.
1959. On *Eumenes arcuatus* (Fabricius) and some allied Indo-Australian wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Zool. Verh., Leyden*, No. 41:1-71.
Vernon, H. N.
1897. Reproductive divergence: an additional factor in evolution. *Nat. Sci.* 11:181-189.
Verwey, J.
1949. Habitat selection in marine animals. *Folia Biotheoretica*, No. IV:1-22.
Vetukhiv, M.
1954. Integration of the genotype in local populations of three species of *Drosophila*. *Evolution* 8:241-251.
1956. Fecundity of hybrids between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 10:139-146.
Villee, C. A., and T. C. Groody
1940. The behavior of limpets with reference to their homing instinct. *Amer. Midl. Nat.* 24:190-204.
Villwock, W.
1958. Weitere genetische Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.* 56:81-152.
Vogt, O.
1947. Ethnos, ein neuer Begriff der Populations-Taxonomie. *Naturw.* 34:45-52.

Voipio, P.
1950. Evolution at the population level with special reference to game animals and practical game management. *Papers Game Research, Helsinki* 5:1-176.
1952a. Subspecific boundaries and genodynamics of populations in mammals and birds. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 15:1-32.
1952b. Ökogenetische Differenzierung und Populationsdynamik. *Ornis Fenn.* 29:1:26.
1953. The *hepaticus* variety and the juvenile plumage types of the cuckoo. *Ornis Fenn.* 30:97-117.
1954. Über die gelbfüssigen Silbermöwen Nordwesteuropas. *Acta Sco. Fauna Flora Fenn.* 71:1-56.
1957. Über die Polymorphie von *Sciurus vulgaris.* L. in Finnland. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 18:1-24.

Volpe, E. P.
1952. Physiological evidence for natural hybridization of *Bufo americanus* and *Bufo fowleri. Evolution* 6:393-406.
1953. Embryonic temperature adaptations and relationships in toads. *Physiol. Zool.* 26:344-354.
1955. A taxo-genetic analysis of the status of *Rana kandiyohi* Weed. *Systematic Zool.* 4:75-82.
1956. Experimental F_1 hybrids between *Bufo valliceps* and *Bufo fowleri. Tulane Studies Zool.* 4:61-75.
1957. Embryonic temperature adaptations in highland *Rana pipiens. Amer. Nat.* 91:303-309.
1959. Experimental and natural hybridization between *Bufo terrestris* and *Bufo fowleri. Amer. Midl. Nat.* 61:295-312.
1960. Evolutionary consequences of hybrid sterility and vigor in toads. *Evolution* 14:181-193.
1961. Polymorphism in anuran populations. In W. F. Blair, ed., *Vertebrate speciation* (University of Texas Press, Austin), 221-234.

Voous, K. H.
1950. On the evolutionary and distributional history of *Malacopteron. Sarawak Mus. J.* 5:300-320.
1951. Distributional and evolutionary history of the kingfisher genus *Ceyx* in Malaysia. *Ardea* 39:182-196.
1955. Origin of the avifauna of Aruba, Curaçao, and Bonaire. *Acta XI Congr. Intern. Ornithol., Basel, 1954,* 410-414.
1959. Geographical variation of the herring-gull, *Larus argentatus,* in Europe and North America. *Ardea* 47:176-187.

Waagen, W.
1869. Die Formenreihe des Ammonites subradiatus. *Beneckes Geognost.-paläontol. Beitr.* 2:179-256.

Waddington, C. H.
1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-565.

1948. The genetic control of development. *Symp. Soc. Exptl. Biol.* No. 2:145-154.
1953a. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7:118-126.
1953b. The "Baldwin effect", "genetic assimilation" and "homeostasis." *Evolution* 7:386-387.
1956a. *Principles of embryology* (Macmillan, New York).
1956b. Genetic assimilation of the *bithorax* phenotype. *Evolution* 10:1-13.
1957. *The strategy of the genes* (Allen and Unwin, London).
1960a. Evolutionary adaptation. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 381-402.
1960b. *The ethical animal* (Allen and Unwin, London).
1960c. Experiments on canalizing selection. *Genet. Res. Cambridge* 1:140-150.

Waddington, C. H., B. Woolf, and M. M. Perry
1954. Environment selection by *Drosophila* mutants. *Evolution* 8:89-96.

Wagler, E.
1951. Die Felchen (Coregonen) des Laacher Sees. *Zool. Anz.* 147:180-187.

Wagner, M.
1868. *Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen* (Duncker and Humblot, Leipzig).
1889. *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung* (Benno Schwalbe, Basel).

Wagner, R. P.
1944. Nutritional differences in the *mulleri* group. *Univ. Texas Publ.,* No. 4920:39-41.

Wagner, R. P., and H. K. Mitchell
1955. *Genetics and metabolism* (Wiley, New York).

Wahlert, G. v.
1956. Tatsachen und Begriffe zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. *Zool. Anz., Suppl.* 19:274-280.
1957. Weitere Untersuchungen zur Phylogenie der Schwanzlurche. *Zool. Anz., Suppl.* 20:347-352.

Wahrman, J., and A. Zahavi
1955. Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus. Nature* 175:600-602.

Wallace, A. R.
1889. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection* (Macmillan, London).

Wallace, B.
1948. Studies on "sex-ratio" in *Drosophila pseudoobscura.* I. Selection and "sex-ratio". *Evolution* 2:189-217.
1953. On coadaptation in Drosophila. *Amer. Nat.* 87:343-358.
1954a. Coadaptation and the gene arrangements of *Drosophila pseudoobscura.* In A. A. Buzzati-Traverso, ed., *Symposium on genetics of population structure, Pavia, 1953* (I. U. B. S. Ser. B, No. 15), 67-94.
1954b. Genetic divergence of isolated populations of *Drosophila melanogaster. Atti IX Congr. Intern. Genet. [Caryologia, vol. suppl. 1954],* 761-764.

1955. Inter-population hybrids in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 9:302-316.
1956. Studies on irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* 54:280-293.
1958. The role of heterozygosity in Drosophila populations. *Proc. Xth Intern. Congr. Genet.* 1:408-419.
1959. The influence of genetic systems on geographical distribution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:193-204.

Wallace, B., and J. C. King
1951. Genetic changes in populations under irradiation. *Amer. Nat.* 85:209-222.

Wallace, B., J. C. King, C. V. Madden, B. Kaufmann, and E. C. McGunnigle
1953. An analysis of variability arising through recombination. *Genetics* 38: 272-307.

Wallace, B., and M. Vetukhiv
1955. Adaptive organization of the gene pools of Drosophila populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:303-310.

Wallgren, H.
1954. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. *Acta. Zool. Fenn.* 84:1-110.

Walters, V.
1955. Fishes of western Arctic America and eastern Arctic Siberia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 106:261-368.

Warburton, F. E.
1956. Genetic assimilation: adaptation versus adaptability. *Evolution* 10:337-339.

Washburn, S. L.
1950. The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 15:67-78.

Washburn, S. L., and V. Avis
1958. Evolution of human behavior. In A. Roe and G. G. Simpson, eds., *Behavior and evolution* (Yale University Press, New Haven), 421-436.

Washburn, S. L., and F. C. Howell
1960. Human evolution and culture. In S. Tax, ed., *The evolution of man* (University of Chicago Press, Chicago), 33-56.

Wasserman, A. O.
1957. Factors affecting interbreeding in sympatric species of spadefoots (genus *Scaphiopus*). *Evolution* 2:320-338.

Wasserman, M.
1960. Cytological and phylogenetic relationships in the *repleta* group of the genus *Drosopila*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 46:842-859.
1962. Cytological studies of the *repleta* group of the genus *Drosophila*: III-VI. *Univ. Texas Publ.*, No. 6205:63-134.

Watson, G. S.
1960. The cytoplasmic "sex-ratio" condition in *Drosophila*. *Evolution* 14: 256-265.

Watson, J. D., and F. H. C. Crick
1953. The structure of DNA. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 18: 123-131.

Webb, G. R.
1947. The mating-anatomy technique as applied to polygyrid landsnails. *Amer. Nat.* 81:134-147.

Weidenreich, F.
1941. The brain and its role in the phylogenetic transformation of the human skull. *Trans. Amer. Phil. Soc.* (n. s.) 31:321-442.
1945. Giant early man from Java and South China. *Anthropol. Papers Amer. Mus. Nat. Hist.* 40:5-134.
1946. *Apes, giants and man* (University of Chicago Press, Chicago).

Weismann, A.
1872. *Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung* (Wilhelm Engelmann, Leipzig).
1902. *Vorträge über Descendenztheorie* (Gustav Fischer, Jena).

Welch, D'A. A.
1938. Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Mighels in the Waianae Mountains, Oahu. *Bishop Mus. Bull., Honolulu* 152:1-164.
1942. Distribution and variation of the Hawaiian tree snail *Achatinella apexfulva* Dixon in the Koolau range, Oahu. *Smithsonian Misc. Coll.* 103:1-236.
1958. Distribution and variation of the Hawaiian tree snail *Achatinella bulimoides* Swainson on the windward slope of the Koolau range, Oahu. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 110:123-212.

Went, F. W.
1953. Gene action in relation to growth and development. I. Phenotypic variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 39:839-948.

Wenzel, F.
1955. Über eine Artentstehung innerhalb der Gattung *Spathidium* (Holotricha, Ciliata). *Arch. Protistenkunde* 100:515-540.

Westoll, T. S.
1949. On the evolution of the Dipnoi. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology, and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 121-184.

White, F.
1962. Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyros*. In. D. Nichols, ed., *Taxonomy and geography* (Syst. Assoc. Publ. No. 4), 71-103.

White, M. J. D.
1946. The evidence against polyploidy in sexually reproducing animals. *Amer. Nat.* 80:610-618.
1954. *Animal cytology and evolution* (2nd ed.; Cambridge University Press, Cambridge, England).
1957a. Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals. *Survey Biol. Progress* 3:109-147.

1957b. Cytogenetics of the grasshopper *Moraba scurra*. I. Meiosis of interracial and interpopulation hybrids. *Austral. J. Zool.* 5:285-304.
1958. Restrictions on recombination in grasshopper populations and species. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23:307-317.
1959. Speciation in animals. *Austral. J. Sci.* 22:32-39.
1961. The role of chromosomal translocations in urodele evolution and speciation in the light of work on grasshoppers. *Amer. Nat.* 95:315-321.

White, M. J. D., and L. J. Chinnick
1957. Cytogenetics of the grasshopper *Moraba scurra*. III. Distribution of the 15- and 17-chromosome races. *Austral. J. Zool.* 5:338-347.

White, M. J. D., and K. H. L. Key
1957. A cytotaxonomic study of the pusilla group of species in the genus *Austroicetes* Uv. (Orthoptera: Acrididae). *Austral. J. Zool.* 55:56-87.

White, M. J. D., and N. H. Nickerson
1951. Structural heterozygosity in a very rare species of grasshopper. *Amer. Nat.* 85:239-246.

Wielinga, D. T.
1958. *Deductive investigations on the nature and origin of relations between biological characters (a biodynamic study on herring).* (Groningen University, Groningen), 1-72.

Wieser, W.
1958. Problems of species formation in the benthic microfauna of the deep sea. In A. A. Buzzati-Traverso, ed., *Perspectives in marine biology* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles), 513-518.

Wigan, L. G.
1944. Balance and potence in natural populations. *J. Genet.* 46:150-160.

Wilkes, A.
1947. The effects of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites. *Proc. Roy. Soc., London* (B) 134:227-244.

Williams, C. M., and S. C. Reed
1944. Physiological effects of genes: the flight of *Drosophila* considered in relation to gene mutations. *Amer. Nat.* 78:214-223.

Williams, R. J.
1953. *Free and unequal* (University of Texas Press, Austin).
1956. *Biochemical individuality* (Wiley, New York).

Williamson, K.
1958. Bergmann's rule and obligatory overseas migration. *British Birds* 51: 209-232.

Williamson, M. H.
1957. An elementary theory of interspecific competition. *Nature* 180:422-425.
1958. Selection, controlling factors and polymorphism. *Amer. Nat.* 92:329-335.

Willis, J. C.
1940. *The course of evolution by differentiation...* (Cambridge University Press, Cambridge, England).
1949. The birth and spread of plants. *Boissiera* 8:1-561.

Wilson, E. O.
1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 113:1-199.

Wilson, E. O., and W. L. Brown
1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zool.* 2:97-111.

Witschi, E.
1930. The geographical distribution of the sex races of the European grass frog *(Rana temporaria)*. *J. Exptl. Zool.* 56:149-165.

Wolfenbarger, D. O.
1946. Dispersion of small organisms. Distance dispersion rates of bacteria, spores, seeds, pollen, and insects; incidence rates of diseases and injuries. *Amer. Midl. Nat.* 35:1-152.

Wollaston, T. V.
1856. *On the variation of species* (John Van Voorst, London).

Wollman, E. L., F. Jacob, and W. Hayes
1956. Conjugation and recombination in *Escherichia coli* K-12. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 21:141-162.

Womble, W. H.
1951. Differential systematics. *Science* 114:315-322.

Wood, S. L.
1954. A revision of North American Cryphalini (Scolytidae, Coleoptera). *Univ. Kansas Sci. Bull., Lawrence* 36:959-1089.

Worthington, E. B.
1940. Geographical differentiation in fresh waters with special reference to fish. In J. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 287-302.

Wright, S.
1931a. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
1931b. Statistical theory of evolution. *Amer. Statistical J.*, March suppl., 201-208.
1940. The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In J. Huxley, ed., *The new systematics* (Clarendon Press, Oxford), 161-183.
1941. The "age and area" concept extended. *Ecology* 22:345-347.
1943a. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
1943b. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus Parryae*. *Genetics* 28:139-156.
1949a. Population structure in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 93:471-478.
1949b. Adaptation and selection. In G. L. Jepsen, E. Mayr, and G. G. Simpson, eds., *Genetics, paleontology and evolution* (Princeton University Press, Princeton), 365-389.
1951a. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* 15:323-354.
1951b. Fisher and Ford on "the Sewall Wright effect." *Amer. Sci.* 39:452-479.
1955. Classification of the factors evolution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:16-24D.

1956. Modes of selection. *Amer. Nat.* 90:5-24.
1960. Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection. In S. Tax, ed., *The evolution of life* (University of Chicago Press, Chicago), 429-475.

Wüst, E.
1930. Die Bedeutung der geographischen Rassen für die Geschichte der diluvialen Säugetierfaunen. *Palaeontol. Z.* 12:6-13.

Yamashina, Y.
1948. Notes on the Marianas mallard. *Pacific Sci., Honolulu* 11:121-124.

Young, F. N.
1958. Some facts and theories about the broods and periodicity of the periodical cicadas. *Proc. Indiana Acad. Sci.* 68:164-170.

Zapfe, H.
1958. The skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* Zapfe and Hürzeler. *Amer. J. Phys. Anthropol.* (n. s.) 16:441-445.

Zeuner, F. E.
1946. *Dating the past, an introduction to geochronology* (Methuen, London).

Zimmerman, E. C.
1948. *Insects of Hawaii* (University of Hawaii Press, Honolulu), vol. 1.
1960. Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths. *Evolution* 14:137-138.

Zimmermann, K.
1950. Die Randformen der mitteleuropäischen Wühlmäuse, *Syllegomena Biol., Festschr. Kleinschmidt, Wittenberg 1950*, 454-471.
1952. Die simplex-Zahnform des Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas. *Verh. Deut. Zool. Ges., Freiburg, 1952*, 492-498.
1961. "Proteus", a new colour gene in bank voles *Clethrionomys* Tilesius (Mammalia: Rodentia). *Bull. Research Council Israel, Sect. B Zool.* 10B:7-11.

Zimmermann, W.
1938. *Vererbung "erworbener Eigenschaften" und Auslese* (Gustav Fischer, Jena).

Zippelius, H.-M.
1949. Die Paarungsbiologie einiger Orthopteren-Arten. *Z. Tierpsychol.* 6:372-390.

Zirkle, C.
1941. Natural selection before the "origin of species". *Proc. Amer. Phil. Soc.* 84:71-123.
1959. Species before Darwin. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103:636-644.

Zuckerkandl, E., R. T. Jones, and L. Pauling
1960. A comparison of animal hemoglobins by tryptic peptide pattern analysis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 46:1349-1360.

INDICE ALFABÉTICO

A

CH

D

E

H

I

N

O

P

Q

R

S

T

U

V